

Zur Systematik, Biologie und Oekologie unterirdisch lebender Aphiden

(Anoeciinae, Tetraneurini, Pemphigini und Fordinae)

Inauguraldissertation
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Friedrich-Alexander-Universität Erlangen
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

Helmut Zwölfer

aus Adana (Türkei)

Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

1957, 1958

Als Dissertation genehmigt
von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen

Tag der mündlichen Prüfung: 22. II. 1956

Dekan: Universitätsprofessor Dr. Th. Schneider

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. H. J. Stammer

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Neuhaus

Sonderdruck aus „Zeitschrift für angewandte Entomologie“

Band 40, Heft 2 (1957)

Seite 182—221

Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin



Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen

Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (*Homoptera, Aphidoidea*)

(*Anoeiinae, Tetraneurini, Pemphigini* und *Fordinae*)

Teil I (*Anoeiinae*)¹⁾

Von HELMUT ZWÖLFER, München²⁾

Inhalt: I. Fragestellung und Methodik. — Einleitung. — Das Untersuchungsgebiet. — Material und Methodik. — II. Zur Morphologie der untersuchten Arten. — Erklärung der verwendeten morphologischen Begriffe. — Die Generationenfolge und ihre morphologische Differenzierung. — Art und Umfang der beobachteten Variabilität. — III. Systematischer Teil. — Vorbemerkungen. — Subfam. *Anoeiinae* (Fam. *Thelaxidae*), Diagnose und Übersicht. — Zur Phylogenie der *Anoeiinen*. — Bestimmungsschlüssel für die *Anoeiinen*. — Beschreibungen der Gattungen und Arten.

I. Fragestellung und Methodik

A) Einleitung

Unter den wurzelbewohnenden Aphiden nehmen die *Anoeiinae*, *Tetraneurini*, *Pemphigini* und *Fordinae* eine besondere Stellung ein. Während die Mehrzahl der unterirdisch lebenden Aphiden im Herbst ihren Entwicklungskreislauf abschließen und den Winter als Ei überdauern, ist bei diesen Gruppen in der Regel eine Überwinterung der Nebenwirtsgeneration möglich. Aber im Gegensatz zu der nur noch unterirdisch und mit unvollkommenem Generationszyklus lebenden Unterfamilie der *Traminae* kann bei den meisten *Anoeiinen* und *Pemphigiden* neben dem Parazyklus noch das Vorkommen vollständiger, mit Wirtswechsel verbundener Generationsfolgen festgestellt werden.

Die erwähnten Gruppen sind in den Blattlausmonographien von KALTENBACH (1843), KOCH (1857), BUCKTON (1883), VAN DER GOOT (1915), THEOBALD (1929) und weiteren Autoren dem jeweiligen Stand der Kenntnis entsprechend im Zusammenhang mit den übrigen Vertretern der *Aphidoidea* geschildert worden. Eingehendere Untersuchungen dieser Gruppen erfolgten erst durch TULLGREN (1909, 1925) und MÖRDVILKO (1921,

¹⁾ Aus drucktechnischen Gründen erscheint die vorliegende Abhandlung in 4 Teilen: Es behandelt Teil I: *Anoeiinae*; Teil II: *Tetraneurini* und *Pemphigini*; Teil III: *Fordinae*. Teil IV enthält die vergleichend ökologisch-biologische Betrachtung und die systematischen und phylogenetischen Erörterungen der behandelten Gruppen. Die Zusammenfassung und das Schriftenverzeichnis finden sich am Schluß von Teil IV.

²⁾ Jetzt: European Laboratory of the Commonwealth Institute of Biological Control, Feldmeilen (Zürich), Schweiz.

... 1935). TULLGREN bearbeitete die Systematik, Morphologie und Biologie der schwedischen Arten, während MORDVILKO osteuropäisches Material studierte. MORDVILKO konnte bei *Anoecia* und einer großen Zahl von Pemphigidengattungen den Wirtswechsel klären. Neben der Morphologie und Biologie behandelte er auch Fragen der geographischen Verbreitung und der Phylogenie. Die Ergebnisse seiner Forschungen hat er in den beiden grundlegenden Werken „On the evolution of aphids“ (1934) und „Die Blattläuse mit unvollständigem Generationszyklus und ihre Entstehung“ (1935) zusammengefaßt. Über einzelne Vertreter der Anoeciinen und Pemphigiden liegt eine Reihe von Veröffentlichungen vor. Von den neueren Autoren sei hier nur BOERNER (1914, . . . 1953), DAHL (1912), HILLE RIS LAMBERS (1950 a, . . . 1952), MARTELLI (1950), SCHMIDT (1952 a), SCHOUTEDEN (1902 a, b) und SCHUHMACHER (1921, 1923) genannt. Zwei jüngere monographische Bearbeitungen der italienischen *Pemphigini* und *Fordinae* stammen von ROBERTI (1938, 1939). 1952 erschien BOERNERS großes Katalogwerk „Europae centralis Aphides“, in dem die Aphidengruppen der *Anoeciinae* und *Pemphigidae* — um eine beträchtliche Artenzahl bereichert — in einer teilweise neuen systematischen Anordnung aufgeführt werden. Die mitteleuropäischen Fordinen werden hier als selbständige Arten ihren mediterranen holozyklischen Stammformen gegenübergestellt.

Die vorliegende Arbeit versucht, einen weiteren Beitrag zur Kenntnis der *Anoeciinae*, *Tetranewrini*, *Pemphigini* und *Fordinae* zu liefern. Im Gegensatz zu den meisten anderen Bearbeitungen befaßt sie sich vorwiegend mit den unterirdisch lebenden Formen. Sie hat sich eine dreifache Aufgabe gestellt: 1. Um eine befriedigende Bestimmungsmöglichkeit der in BOERNERS Katalog (1952) aufgeführten Arten zu gewährleisten, sollen die vorhandenen Beschreibungen überprüft werden. Die Morphologie der untersuchten Arten soll geschildert werden. 2. Es ist die Biologie und Ökologie der im Untersuchungsgebiet gefundenen Arten darzustellen. 3. Gestützt auf die Gedankengänge MORDVILKOS (1934, 1935) und BOERNERS (1939, 1952) sollen die behandelten Gruppen vergleichend biologisch-phylogenetisch betrachtet und gekennzeichnet werden.

Für die Anregung zu dieser Arbeit, für die ihrer Ausführung entgegengebrachte Unterstützung und Anteilnahme und für die mir bei ihrer Ausgestaltung gewährte Freiheit danke ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. J. Stammer. Herrn Prof. Dr. W. Neuhaus (Erlangen) bin ich für mannigfache Beratung in Fragen der Artabgrenzung ebenfalls sehr zu Dank verpflichtet. Zu danken habe ich ferner Herrn Prof. Dr. Sachtleben (Berlin), der mir die Durchsicht der Börnerschen Sammlung gestattete. Für Beratung in systematischen Fragen bin ich den Herren Ob.-Reg.-Rat Dr. Boerner † (Naumburg), D. Hille Ris Lambers (Holland, Bennekom), Prof. Dr. Martelli (Italien, Sassari) und Prof. Dr. F. P. Müller (Rostock) Dank schuldig. Herrn D. Hille Ris Lambers bin ich weiterhin für die liebenswürdige Übersendung von Vergleichsmaterial aus seiner Sammlung sehr verpflichtet.

B) Das Untersuchungsgebiet

Zugrunde gelegt ist der Arbeit das im süddeutschen Raum während der Jahre 1952—1954 gesammelte Material. Es wurden Aphidenpopulationen in geographisch und klimatisch unterschiedlichen Gegenden (Mittel-franken, Maingebiet, Pfälzer Wald, Oberrheinische Tiefebene, südlicher Schwarzwald, Schwäbisch-Bayerische Hochebene usw.) gesucht. Die fort-

laufenden Beobachtungen über den Jahreszyklus der einzelnen Arten erfolgten in der Umgebung Erlangens (Mittelfränkisches Becken und Fränkischer Jura).

Geologie, Boden und Vegetation. An das sich von Süden nach Norden hinziehende, von der Regnitz durchflossene Mittelfränkische Becken schließt sich im Westen das fränkische Keuper-Hügelland und im Osten der Frankenjura an. Die von alluvialen Schottern und Sanden gebildeten Flußauen des Beckens weisen vorwiegend Fettwiesen und Felder auf, Auwälder sind nur noch im geringen Umfang erhalten geblieben. Begleitet werden die Flußauen von diluvialen Terrassen (Geröll, Schotter, Sande), denen Magerrasen und Trockengrasfluren ein besonderes Gepräge verleihen.

Der östliche Abfall des Hügellandes besteht aus Formationen des Sandsteinkeupers, vornehmlich aus Blasen- und Burgsandstein. Auf den hier weit verbreiteten und oft stark podsolierten Sandböden stocken vielfach dürrtfe Kiefernwälder. Die im Regnitzbecken von quartären Schottern überlagerten oberen Abteilungen des Keupers tauchen am Ostrand der Niederung teilweise wieder auf (Burgsandstein, Feuerletten, Rhätsandstein). Es folgt der Lias, dann — den Sockel der Frankenalb bildend — der Dogger und schließlich die Steilstufe des Malms. Während die Keupersandsteine weitgehend Nadelwälder tragen, breiten sich auf den schweren Tonböden des Schwarzhuras Wiesen und Acker aus. Der tonige untere Braunjura ist reich an Obstgärten und Grünland. Die Sandsteinböden des oberen Doggers sind in der Regel wieder mit Föhrenwäldern bewachsen.

Ein wechselndes Bild bietet der Weißjura: Dort wo Wasserstau vorliegt, können kräftige Buchen-Mischwälder gedeihen. Auf den trockenwarmen Rendzinen finden sich Steppenrasen. Wo sich auf der Hochfläche Verwitterungslehm angesammelt hat, werden die Böden landwirtschaftlich genützt. Die oft sehr dürrtfe Dolomitböden des oberen Malms sind weitgehend mit mageren, teilweise als Kiefernsteppenwald ausgeprägten Föhrenbeständen bedeckt.

Klimaverhältnisse. Das tiefgelegene Mittelfränkische Becken gehört zu den süddeutschen Wärmegebieten. Erlangen (Meereshöhe 251 m) weist folgende langjährige Mittelwerte auf: Januarminimum — 1,1 Grad, Julimaximum +17,7 Grad.

Jahresmittel: +8,2 Grad. Rund 40 Sommertage (Temperatur über 25 Grad), etwa 8 heiße Tage (Temperatur über 30 Grad).

Relative Luftfeuchtigkeit: Maximum mit 88% im Dezember und Januar, Minimum mit 71% im Juni. Jahresmittel: 79%.

Niederschläge: Maximum im Juli mit 75 mm, Minimum im Januar mit 35 mm. Jahresmittel: 743,8 mm.

Das Klima des fränkischen Juras zeigt nur geringfügig tiefere Mitteltemperaturen. Mittelwerte für Gößweinstein (500 m Meereshöhe): Januarminimum — 2,2 Grad. Julimaximum 16,4 Grad. Jahresmittel: 7,1 Grad. Das Mittel der Niederschläge liegt etwas höher als im Regnitzbecken. Infolge weitgehender Verkarstung des Untergrunds stellen die Hochflächen der Frankenalb jedoch während der Sommermonate ein ausgeprägtes Trockengebiet dar.

C) Material und Methodik

Das für die Untersuchungen benötigte Aphidenmaterial wurde auf 185 Halbtags- oder Tagesexkursionen und auf 12 längeren, mehrtägigen bis mehrwöchigen Sammelfahrten eingebracht. Es wurden insgesamt 1574 Funde ausgewertet. Dabei ist eine möglichst vollständige Erfassung der zugänglichen Biotope erstrebt worden. Das Auffinden bestimmter Wurzelaphidenarten konnte durch Nachsuche im Bodenbereich von Ameisennestern (*Lasius*, *Tetramorium*, *Myrmica* usw.) erleichtert werden. Dennoch blieb für eine befriedigende Erfassung der subterranean Aphidenfauna das etwas zeitraubende Absuchen einzelner Pflanzenwurzeln Voraussetzung.

Die Grundlagen für die biologischen und ökologischen Daten lieferten die während des ganzen Jahres fortgesetzten Freilandbeobachtungen. Um die Frage nach dem Wirtskreis, der Bindung an den Trophobiosepartner usw. zu klären, wurden einzelne Populationen im Labor gezüchtet. Dies geschah in der Regel in Glastuben, die Wurzeln und Sproß der Wirtspflanze enthielten. Eine größere Anzahl solcher Gläser wurde jeweils in einer feuchten Kammer aufbewahrt. Die Futterpflanzen mußten von Zeit zu Zeit gewechselt werden. Der Erfolg dieser Zuchtmethode hing im wesentlichen davon ab, wie lange die betreffende Wirtspflanze gehalten werden konnte. Soweit nicht die Wahl bestimmter Wirtsarten notwendig war, wurden die Versuche mit *Agropyrum repens*, *Poa annua* und *pratensis*, *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Taraxacum officinalis*, *Crepis virens* und anderen, den Zuchtbedingungen gegenüber widerstandsfähigen Pflanzen durchgeführt. Zuchten an eingetopften Wirten erfolgten nur in geringem Ausmaß, da hier keine Möglichkeit zur Beobachtung der Aphidenkolonien gegeben war.

Zur Beobachtung der Wechselbeziehungen zwischen den Wurzelläusen und unterirdisch lebenden Ameisen kamen den jeweiligen Umständen angepaßte Gipsnester zur Anwendung.

Konservierung und Präparation des gesammelten Materials erfolgte nach den von BOERNER (1952) und HILLE RIS LAMBERS (1950c) gegebenen Anweisungen. Die in 70%igem Alkohol aufbewahrten Tiere wurden in 10%iger Kalilauge und in Chloralphenol aufgehellt und dann in Faureschem Gemisch eingebettet. Für Meßreihen erwies sich die Behandlung des Materials mit Milchsäure als völlig ausreichend.

II. Zur Morphologie der untersuchten Arten

Da in der vorliegenden Arbeit die als Arten aufgefaßten Gruppen in herkömmlicher Weise mit Hilfe morphologischer Merkmale gekennzeichnet und gegeneinander abgegrenzt werden, erscheint es zweckmäßig, dem systematischen Teil eine kurze Übersicht über die morphologischen Verhältnisse bei Einzeltier und Generationenfolge sowie über die morphologische Variabilität vorzuschicken.

A) Erklärung der verwendeten morphologischen Begriffe

Körpergliederung. Der rundlich eiförmige bis spindelförmige Körper der Ungeflügelten zeigt in seinem Umriß meist keine deutliche Gliederung in Kopf, Thorax und Abdomen. Der Hinterleib der adulten Tiere besteht aus 10 Segmenten, wobei allerdings das 9. Segment nur noch ventral durch kleine, oft undeutliche, mit einer Reihe von Borsten (= Gonochäeten) versehene Höcker (= Gonapophysen) vertreten ist. Bei

den Larven fehlen nicht nur die Gonapophysen (=9. Sternit), sondern auch die davor gelegene, oft $\pm$ sklerotisierte Genitalplatte (=8. Sternit). Das 10. Tergit, die Cauda, ist bei den untersuchten Gruppen stets nur als flacher Höcker oder als schmale Spange ausgebildet. Das 10. Sternit, die Analplatte, ist meist wesentlich stärker entwickelt, oft rückt dadurch die Analöffnung in eine mehr oder weniger dorsale Lage. Die bei den untersuchten Gruppen vereinzelt und dann nur als flach oder auf schwacherhobenen Höckern liegende Poren auftretenden Siphonen befinden sich seitlich auf dem 5. und 6. Abdominaltergit.

Cuticularstrukturen. Während die Ventralseite der Aphiden nur unregelmäßig gestellte Spitzborsten aufweist, kann die Dorsalbeborstung sehr verschiedenartig ausgestaltet sein. Neben einer dichten, unregelmäßigen Beborstung kommt eine Anordnung in segmentalen Querreihen oder in spinalen (=beiderseits der Körperlängsachse verlaufenden), marginalen (= am Körperand gelegenen) und pleuralen (= zwischen spinaler und marginaler Reihe liegenden) Längsreihen vor. Neben den Spitzborsten können Gabelborsten, Spatelborsten, Schuppenborsten usw. auftreten. Häufig zeichnen sich bestimmte Borsten der Analregion (Tergit 8, Cauda und Analplatte) durch besondere Stellung, Form und Länge aus, sie bilden einen perianalen Haarkranz. Soweit dieser dazu dient, die ausgeschiedenen Exkrementtropfen festzuhalten, wird er hier als Trophobioseorgan bezeichnet.

Bei einer Reihe von Arten treten zusammengesetzte Wachsdrüsengruppen (= Porenplatten), seltener einzelne Wachsporen auf. Sie sind in der Regel in spinalen, pleuralen und marginalen Längsreihen angeordnet (stets nur eine Querreihe pro Segment). Die auf den Drüsengruppen sitzenden Borsten werden als Plattenborsten, die randständigen als Begleitborsten bezeichnet. In der Unterfamilie der *Anoeciinae* werden an den Seiten des Prothorax und auf den chitinierten abdominalen Seitenplatten (= Paratergite) flache runde, von einer nur schwach chitinierten Lamelle gebildeten Marginaltuberkel angetroffen. Bei manchen Arten weist die Cuticula eine polygonale Felderung, Höcker oder Leisten auf. Der Körper der Ungeflügelten ist im allgemeinen weichhäutig, gelegentlich sind Scheitel, Cauda, Anal- und Genitalplatte stärker chitiniert. Durch Verschmelzung der Panzerung von Tergit 3—6 entsteht die Diskoidalplatte. Bei den Geflügelten ist stets der Kopf und Thorax, meist auch ein Teil der Abdominalregion sklerotisiert. Augen: Ungeflügelte Tiere besitzen Triommatiden (= 3linsige Höckeraugen) und gelegentlich viellinsige Facettenaugen. Die Geflügelten haben neben den Triommatidien und den Facettenaugen noch ein frontales und 2 seitlich auf dem Scheitel liegende Punktaugen.

Antenne: Die 3- bis 6gliedrigen Antennen tragen auf den beiden Endgliedern je ein schon im ersten Larvenstadium vorhandenes primäres Rhinar, ein als Riechorgan gedeutetes rundliches oder schmales, oft von einem Wimperkranz umsäumtes Feld. Die Lamelle des Rhinars kann bisweilen ausgestülpt sein. Das distale Rhinar wird oft noch von sehr kleinen rundlichen Poren flankiert (= Begleitrhinarien). Mit Ausnahme der beiden Basalglieder können alle Antennensegmente noch

weitere, verschieden gestaltete, meist unbewimperte *Nebenrhinarien* (= sekundäre *Rhinarien*) tragen, die erst im Laufe der Larvalentwicklung erscheinen.

Flügel: Die Vorderflügel besitzen ein Pterostigma mit anschließendem Radialramus, eine einfache oder gegabelte Media und die 2 Cubitaladern. Im Hinterflügel sind 2 Queradern (Cubitaladern) ausgebildet.

Der teilweise einstülpbare Rüssel besteht aus 4 Gliedern. Sein Grundglied ist weichhäutig. Die Tarsen sind in der Regel zwei-, selten eingliedrig.

Die Beine, Antennen und meist auch der Rüssel sind stärker chitiniert und dichter beborstet als der übrige Körper.

Ein Teil der Arten besitzt keine deutliche Wachsbedeckung, manche Arten sind mit feinem Wachsstaub eingepudert, andere scheiden auf dem Abdomenende umfangreichen Wachsflaum aus.

B) Die Generationsfolge und ihre morphologische Differenzierung

Nicht die Tiere einer einzelnen Generation, sondern die Gesamtheit aller Generationstypen ist bei den Aphiden als Träger der Art zu betrachten. Eine morphologische Gegenüberstellung der einzelnen Glieder der Generationskette erlaubt deshalb, neben phylogenetischen Schlußfolgerungen, oftmals eine bessere Artabgrenzung und eine zutreffendere Beurteilung abweichender Formen.

Bei einer Art mit vollständigem Generationszyklus (= *Holozyklus*) und Wirtswechsel (= *Heteroecie*) besiedelt die aus dem Winter schlüpfende *Fundatrix* zusammen mit ihrer Nachkommenschaft (= *Fundatrigenien*) den Haupt- oder Winterwirt. Die *Fundatrix* und die *Fundatrigenien* (1 oder mehrere Generationen) werden als Hauptwirtsgenerationen oder auch als *fundatrigenes* *Serie* bezeichnet. Die zur Abwanderung auf den Nebenwirt (= *Sommerwirt*) bestimmten geflügelten *Fundatrigenien* heißen *Emigranten*, ihre am Nebenwirt lebende Nachkommenschaft wird *virginogene* *Reihe* (= *Exules* oder schlechthin *Virginogenien*) genannt. Geflügelte *Exules* können *virginopar* (= *Virgines* gebärend) oder *sexupar* (= *Sexuales* gebärend) sein. Die *sexuparen* *Exules* oder *Sexuparae* fliegen zum Hauptwirt zurück, wo sie die oft zwerghaft ausgebildeten Männchen und amphimiktischen Weibchen (= *Sexuales*) absetzen. Die Weibchen legen nach vollzogener Begattung Winterer ab. Mit Ausnahme der *Sexuales* sind alle Generationstypen *Virgines*, d. h. sich parthenogenetisch fortpflanzende Weibchen.

Lebt eine Art ohne Wirtswechsel, so wird sie als *monoecisch* bezeichnet. Populationen, die nur einen Teil des Holozyklus durchlaufen, heißen *anholozyklisch* oder *parazyklisch*.

Betrachtet man die einzelnen Glieder der Generationskette in ihrer natürlichen Reihenfolge, so zeigt sich von den *Fundatrices* bis zu den *virginogenen* oder *sexuparen* Geflügelten hin eine stufenweise reicher werdende morphologische Ausstattung (Diagr. 1). Während die jahreszeitliche Entwicklung der Generationsfolge von der wenig differenzierten³⁾

³⁾ Etwas gestört erscheint dieses Bild durch den großen Drüsenreichtum der *Fundatrices* mancher Arten. In phylogenetischer Hinsicht (MORDVILKO 1934) darf Drüsenreichtum bei den Aphiden als ursprünglich angesehen werden.

Diagr. 1. *Pemphigus bursarius* L. Morphologische Differenzierung bzw. Rückbildung innerhalb der Generationsfolge.

Rüssel	fehlt	kurz	normal	normal	normal	normal
Flügel	fehlen	fehlen	fehlen	fehlen	vorhanden	vorhanden
Facettenaugen	fehlen	fehlen	fehlen	selten angedeutet	vorhanden	vorhanden
Ant. Gl. Zahl	3—4	4	5	5—6	6	6
Differenzierung der Ant. Gl.	undeutlich	2 Basalgl. 2 Terminalgl.	2 Basalgl. 2 Terminalgl. Mittelgl. = + Basalgl. —/+1/+1	2 Basal-, 2 Terminalgl. Mittelgl. durch Länge vom Basalgl. unterschieden —/+1/+1	2 Basal-, 2 Mittel- sek. Rhin. auf den Mittel- u. Terminalgl. einheitlich 8—11/3—4/3—5 + 1/2—5 + 1 nur auf dem dist. Ant. Gl.	2 Terminalgl. Terminalgl. ohne sek. Rhin. mit Stiftchenreihen 4—9/2—4 0 + 1/ 0 + 1 auf beiden Ant. Endgl.
Rhin. Formel	—/+1	+1/+1	deutlich	deutlich	vorhanden	vorhanden
Wimperkranz	undeutlich	schwach ausgeb. vorhanden	vorhanden	vorhanden	Porenplatten verschieden ausgeprägt	vorhanden
Porenplatten	?	P. einheitlich	P. einheitlich	P. einheitlich	1. Typ: querovale Spinalplatten 2. Typ: rundliche, reduzierte Marginalplatten 3. Typ: halbmondförmige Platte auf Tergit 8	vorhanden
Differenzierung der Porenplatten	—	1 Typ: polygonale Poren	1 Typ: rundliche Poren; + Borste	1 Typ: rundliche Poren; + Borste	fehlen	vorhanden
Porenplatten auf dem P. Thor.	—	vorhanden	fehlen	fehlen	fehlen	vorhanden
Hauptwirts- generationen	Sexuales	Fundatrix				gef. Fundatrigenien (= Emigranten)
Nebenwirts- generationen			ungef. Exul (Sommerform)	ungef. Exul (Herbstform)	ungef. Exul	gef. Virginogenien

Fundatrix zu den morphologisch hochdifferenzierten Sexuparen führt, verläuft die phylogenetische Entwicklung in umgekehrter Richtung von den relativ wenig abgewandelten virginoparen und sexuparen geflügelten Exules zu den stark abgewandelten und rückgebildeten Fundatrices (MORDVILKO 1934). Eine auf bestimmte Zielpunkte hin gerichtete m o r p h o l o g i s c h e S t u f e n f o l g e der Generationskette wurde bei allen daraufhin untersuchten Gattungen (*Anoecia*, *Tetraneura*, *Thecabius*, *Pemphigus*) — im einzelnen natürlich mit zahlreichen Abweichungen — festgestellt. Als Modell mag hier die Differenzierung in der Generationsfolge von *Pemphigus bursarius* dienen (Diagr. 1).

Erläuterungen zu Diagramm 1

Antennen. Die einfachste Antennenausbildung besitzen die Sexuales (4 Glieder von etwa gleicher Länge, nur das letzte Glied durch ein wenig deutlich ausgebildetes Rhinar als Terminalglied gekennzeichnet). Von hier führt über die Fundatrices, Exules und fundatrigenen Geflügelten eine aufsteigende Reihe zu den Sexuparen, deren Antennen eine durch Größenverhältnis, durch Rhinar- und Cuticularausbildung gegebene Gliederung in Basal-, Mittel- und Terminal-Segmente aufweisen.

Porenplatten (Anordnung). (Erklärung der Abkürzungen in der Vorbemerkung zum Systematischen Teil). Bei den einzelnen Generationstypen finden sich die Porenplatten auf folgenden Segmenten: Fundatrix: Spin. Platten auf P. Thor., Ms. Thor., Mt. Thor., Abd. 1—7; Pleur. Platten auf Ms. Thor., Mt. Thor., Abd. 1—6; Marg. Platten auf P. Thor., Ms. Thor., Mt. Thor., Abd. 1—6. Fundatrigenen Erstlarven: Spin. Platten auf Abd. 3—7; Pleur. und Marg. Platten gelegentlich auf Abd. 1. Ad. Fundatrigenen: Spin. Platten auf Abd. 1—4, 7 (8); Pleur. Platten auf Abd. 3—6. Exul: Spin. Platten auf Abd. 3—7; Pleur. Platten auf Abd. 3—6. Sexupara: Spin. Platten auf P. Thor., (Ms. Thor.), (Mt. Thor.), Abd. 1, 2, (3), 7, 8; Pleur. Platten auf Abd. 1, (2, 3); Marg. Platten auf Abd. 1—7.

Die größte Zahl an Porenplatten besitzt die Fundatrix (Gallenbewohnerin — Wachsabscheidungen als Benetzungsschutz). Über die Zwischenstufe der fundatrigenen Larven hin erfolgt eine mit Spezialisierung des Porenbaus verbundene Reduktion der Plattenzahl bei den Exules. Unter den Geflügelten weisen die Sexuparen eine quantitativ und qualitativ reichere Plattenausbildung auf als die Emigranten. Während bei den Ungeflügelten im Ablauf der Entwicklung eine Konzentration der Platten auf der Abd. Mitte und dem Abd. Ende erfolgt, bilden die geflügelten Formen die auf der Abd. Basis gelegenen Platten stärker aus. Diese Verlagerung der Platten vollzieht sich während der 4. Häutung.

Porenplatten (Struktur). Fundatrix: Einzelporen polygonal und relativ klein, Plattenborste fehlt, Begleitborste fehlt meist, Zentralkern fehlt; Fundatrigenen: Einzelporen polygonal und relativ groß, Plattenborste fehlt, Begleitborste vorhanden, Zentralkern fehlt; Exul: Einzelporen rundlich und relativ groß, Plattenborste vorhanden, Begleitborste fehlt, Zentralkern vorhanden; Sexupara: Einzelporen rundlich und relativ groß, Plattenborste vorhanden, Begleitborste vorhanden, Zentralkern fehlt.

Bei jeder der 4 Generationen liegt ein eigener Bautyp vor, die Typen der Haupt- und Nebenwirtsgenerationen weisen jeweils untereinander eine größere Ähnlichkeit auf.

Erstlarven. Fundatrigenen Junglarven unterscheiden sich stark von virginogenen Junglarven (MORDVILKO 1935). Bei fundatrigenen Junglarven sind die Porenplatten zahlreicher, der Wimperkranz der Rhinarien ist schwächer entwickelt, die Borsten der Antennenglieder sind kürzer und Glied III ist länger als bei den virginogenen Erstlarven. Diese wiederum zeichnen sich durch eine sehr spezialisierte Antenne aus.

Es zeigt sich somit, daß die morphologischen Veränderungen innerhalb der Generationsfolge nicht ungeordnet ablaufen, sondern die Tendenz zur zunehmenden Differenzierung (phylogenetisch gesehen: weniger starken Rückbildung) erkennen lassen. Dabei sind Haupt- und Nebenwirtsgenerationen durch eine Reihe von Merkmalen näher miteinander verbunden.

C) Art und Umfang der beobachteten Variabilität

Zur Artabgrenzung ist die Kenntnis der innerhalb und zwischen den einzelnen Populationen auftretenden morphologischen Abänderungen erforderlich. Da bei den untersuchten Gruppen mannigfache Variationsmöglichkeiten gefunden wurden, die eine Reihe systematischer Änderungen zur Folge hatten, soll hier ein kurzer Überblick über die angetroffene Variabilität gegeben werden.

Allgemeine Variabilität der gemessenen Werte. Zur Erfassung der Variabilität der diagnostisch wichtigen Körpermaße und Längenverhältnisse wurde deren Häufigkeitsverteilung untersucht. (Vgl. bei *Forda marginata* Koch.) Wo die Verteilungskurve der Merkmale eine deutliche Zweigipfeligkeit zeigte, wurde auf selbständig variierende, sich lediglich im Grenzbereich überlagernde Gruppen geschlossen (z. B. bei *Tetraneura ulmi* L. und *T. longisetosa* Dahl). Bei *Tetraneura* (Diagr. 4) wurde der Versuch unternommen, die vieldimensionalen Variationsmöglichkeiten der larvalen Abdominalbeborstung durch Ähnlichkeitsindices zu erfassen und in einem Diagramm darzustellen.

Jahreszeitlich bedingte Variabilität. Die nach dem Sammeldatum getrennt erfolgende Auswertung des Zahlenmaterials führte — zusammen mit dem Ergebnis von Zuchten und der Untersuchung von Embryonen — in einer Reihe von Fällen zur Feststellung eines saisonalen Polymorphismus. Dieser kann — auf Antennen und Körpermaße beschränkt — nur schwach ausgeprägt sein (*Pemphigus bursarius* L.). Dort wo er sich auf die Länge, Gestalt und Anordnung der Borsten, das Erscheinen von Facettenaugen usw. erstreckt (*Forda marginata* Koch, *F. formicaria* v. Heyd, *Geocica utricularia* s. Mordvilko, *G. setulosa* Pass., *Paracletus*, *Anoecia nemoralis* Boerner), treten recht unterschiedliche Varianten auf, die in der Literatur vielfach als eigene Arten behandelt werden. Dieser jahreszeitlich beeinflusste Polymorphismus kann fakultativ, d. h. nur bei einem Teil der Populationen auftreten und von oekologischen Faktoren abhängig sein (*Forda formicaria* v. Heyd), bei anderen Arten ist er weitgehend obligatorisch (*Forda marginata* Koch). Ausgesprochener Saison-Polymorphismus wurde nur bei denjenigen Arten angetroffen, die im Beobachtungsgebiet völlig (*Fordinae*) oder überwiegend (*Anoecia nemoralis* Boerner) anholozyklisch leben. In der Regel werden gleichzeitig mit der Sommervariante die bei den betreffenden Formen nur noch vereinzelt auftretenden Geflügelten ausgebildet.

Zwischenformen. Das Auftreten normal fortpflanzungsfähiger, flügelloser Tiere, die teilweise Merkmale der geflügelten Formen besitzen (vielfacettige Augen, Punktaugen, Flügelanlagen, stärkere Sklerotisierung), wird bei Aphiden gelegentlich beobachtet. Diese als „Zwischenformen“ bezeichneten Tiere wurden innerhalb der beobachteten Gruppen vorwiegend bei den Exules holozyklischer Arten (*Anoecia*, *Tetraneura*, *Pemphigus*) angetroffen. In systematischer Hinsicht kann das Auftreten vielfacettiger Augen bei Arten, deren Exules normalerweise keine Facettenaugen besitzen, irreführend sein.

Morphologische Abweichungen innerhalb der Generationsfolge. In manchen Fällen zeigen als Vertreter einer Art aufgefaßte Populationen (übereinstimmende Morphologie, Biologie, Wirte,

Gallbildungen usw.) innerhalb eines bestimmten Generationstyps Abweichungen, die hier als verfrühter Erwerb oder Ausfall eines anderen Generationen derselben Art zukommenden Merkmale gedeutet werden. Es handelt sich gewissermaßen um eine Verschiebung bestimmter Differenzierungsstufen innerhalb der Generationenfolge (Vgl. Diagr. 1). Beispielsweise besitzen die schwedischen *Colopha*-Fundatrices im Gegensatz zu den mitteleuropäischen noch Siphonen (TULLGREN 1909). Die Exules des schwedischen *Pemphigus bursarius* L. haben nach der Beschreibung von TULLGREN (1909) noch die Porenplattenanordnung der Fundatrix. In beiden Fällen ist die Generationsfolge des aus Schweden beschriebenen Materials morphologisch weniger stark differenziert als bei den entsprechenden mittel- und osteuropäischen Formen. Ähnliche Erscheinungen liegen bei den Sexuparen osteuropäischer *Thecabius-affinis*-Populationen (Beschreibung bei MORDVILKO 1935) vor. Während in den oben geschilderten Fällen die Verschiedenheiten bei Populationen derselben Art regional bedingt zu sein scheinen, werden *Tetraneura ulmi* L. forma *typica* und *T. u.* forma *personata* Boerner als durch die morphologische Differenzierung der Emigranten unterschiedene, im selben Gebiet miteinander auftretende Formen einer Art angesehen.

Sonstige Variabilität. Die morphologischen Verhältnisse bestimmter Populationen einer Art können durch die besiedelte Wirtspflanze beeinflusst sein (*Anoecia corni* F.). Der besiedelte Teil des Wirts kann die Körperfarbe mitbestimmen (*Forda marginata* Koch). In manchen Fällen ist die Färbung der adulten Tiere vom Reifegrad der Embryonen abhängig (*Tetraneura „rosea“* Koch). Oft weisen morphologische Schwankungen bei einzelnen Populationen auf phylogenetische Tendenzen hin. So zeichnet sich etwa der bei den *Tetraneurini* stattfindende Abbau des ersten Tarsengliedes in der starken Variabilität dieses Merkmals bei *Kaltenbachella* ab. Weitere Beispiele für diese Erscheinungen sind die Beborstung bei *Tetraneura ulmi* L. und *longisetosa* Dahl, der gelegentliche Ausfall der Marginaltuberkel 5 und 6 bei *Anoecia corni* F. und deren endgültiger Verlust bei der nahe verwandten *A. haupti* Boerner und der *A. nemoralis*-Gruppe. Ferner gehört das Auftreten atavistischer Flügeladerung usw. hierher.

III. Systematischer Teil

Vorbemerkungen zum systematischen Teil

Als systematisches Gerüst dient der vorliegenden Arbeit das Katalogwerk von BOERNER (1952). Die hier wiedergegebene systematische Anordnung und die Liste der Synonyma ist BOERNER (1952) entnommen. Sie wurde überprüft und, wo dieses erforderlich erschien, geringfügig abgeändert oder ergänzt. In einigen Fällen mußte eine von BOERNER (1952) abweichende Artabgrenzung vorgenommen werden. Der dabei beschrittene Weg wird im Schlußabschnitt der Arbeit erläutert.

Die Beschreibungen, Angaben über Wirtskreis, Jahreszyklus, Ameisenbesuch, Parasitierung, besiedelte Biotope, Fundorte usw. erfolgen, soweit dies nicht anders vermerkt ist, auf Grund eigener Beobachtungen.

Der Begriff Anholozyklie wird, im Sinne von HILLE RIS LAMBERS und anderer Autoren, zur Bezeichnung einer Überwinterungsform gebraucht.

Er gibt nicht an, ob die betreffende Aphidenpopulation die Möglichkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung verloren hat.

Erklärung der gebrauchten Abkürzungen und Zeichen:

Abb. = Abbildung; Abd. = Abdomen, abdominal-; ad. = adult; anholozykl. = anholozyklisch; Ant. = Antennen; Cu₁, Cu₂ = Cubitus 1, 2; Diagr. = Diagramm; dist. = distal; Gen. = Genus; Gl., gl. = Glied, gliedrig; H. Fl. = Hinterflügel; holozykl. = holozyklisch; Juv. = Juvenes; Körperbr. = Körperbreite; Körperl. = Körperlänge; L₁ L₂ = Erst-, Zweitlarve; marg. = marginal-; Ms.Thor. = Mesothorax; Mt.Thor. = Metathorax; pleur. = pleural; prim. = primär; prox. = proximal; P.Thor. = Prothorax; Rhin. = Rhinarien; Segm. = Segment; sek. = sekundär; spin. = spinal; s. str. = sensu stricto; Sub. Gen. = Subgenus; Syn. = Synonym; Tab. = Tabelle; Thor. = Thorax; Tub. = Tuberkel; Typ. = Typus; Typ. auct. = Typus auctoris; V.Fl. = Vorderflügel. Alle Maßangaben in mm. Prim. Rhin. sind durch ein + gekennzeichnet.

Fam. *Thelaxidae* Boerner

Subfam. *Anoeiinae* (Mordvilko) Tullgren

Diagnose: Kopfplatte der erwachsenen Ungeflügelten seitlich hinter den Augen vom Pronotum abgeteilt. Rhin. nicht bewimpert. Rückenborsten zahlreich, schon bei der L₁ zu mehr als 6 auf den mittleren Segm. Ant. der Junglarven 5-gl. Siphonen flach kegelförmig, behaart, erst nach der 1. Häutung erscheinend. An den Seiten des P. Thor. und auf den abd. Paratergiten flache Marg. Tub. Fazettierte Wachsdrüsen fehlen. Beborstung der Analregion bei den Virgines als „Trophobioscorgan“ ausgebildet. (Dist. Rand des 8. Tergits mit wimperartig angeordneten langen Borsten, Borsten der Cauda und Analplatte dicht gestellt und gegen die Analöffnung hin gebogen).

Sexuelle flügellos. — An *Cornus*, Gramineenwurzeln und Cyperaceenwurzeln. Ameisenbesuch.

Übersicht über die mitteleuropäischen Arten

Gen. *Paranoecia* nov. gen.

P. pskovica Mordv., monoecisch-holozykl., an *Carex*, *Eriophorum*

Gen. *Neanoecia* Boerner

N. krizusi Boerner, monoecisch-holozykl. an *Agropyrum*

N. zirmitsi Mordv., monoecisch-holozykl., an *Festuca*, *Agrostis* usw.

Gen. *Anoecia* Koch, heteroecisch (Hauptw. *Cornus*) holozykl. + anholozykl.

Subgen. *Anoecia* s. str.

A. corni-Gruppe vorwiegend holozykl.

A. corni F. ? Wirtsrassen an *Dactylis*, *Agrostis*, *Holcus* und weiteren Wirten

A. disculigera Boerner ? an *Agrostis*, *Cynosurus*

A. major Boerner an *Phalaris*, *Brachypodium*

A. haupti Boerner an *Bromus* (*Eragrostis*, *Poa*)

- A. nemoralis*-Gruppe vorwiegend an h o l o z k l.
A. nemoralis Boerner Wirtsrassen an *Poa*, *Arrhenatherum*, *Phleum* usw.
A. furcata Boerner an *Deschampsia*, *Bromus*

Subgen. *Subanoecia* Boerner

- A. vagans* Koch vorwiegend holozkl.
 an *Agropyrum*, *Hordeum*, *Triticum* usw.

Bemerkungen zur Artenliste: Die Arten *A. corni* F. und *A. disculigera* Boerner und andererseits *A. nemoralis* Boerner und *A. furcata* Boerner stehen sich außerordentlich nahe. Bei der beträchtlichen Variabilität der Anoeciinen kann ein Teil der Tiere einer Population oft von der Nachbarart morphologisch nicht unterschieden werden. Da jedoch auf Grund des bisher vorliegenden Materials je zwei von einander getrennte Variationsbereiche angenommen werden können, werden die betreffenden Formen hier als eigene Arten angesehen. Dagegen wird *A. agrostidis* Boerner 1950 für synonym mit *A. corni* F. sens. Boerner gehalten.

Eine im Beobachtungsgebiet an *Alopecurus* zweimal angetroffene Population weicht morphologisch von allen bisher beschriebenen Arten ab. (Beborstungstyp der *A. nemoralis* Boerner, aber Marg. Tub. auch auf den Paratergiten 5 und 6). Das geringe zur Verfügung stehende Material rechtfertigt indessen noch keine Neubeschreibung dieser Form als eigene Art.

Zur Phylogenie der Anoeciinen

Die Vertreter der Subfamilie der Anoeciinen zeichnen sich — bei verhältnismäßig einheitlichem morphologischen Habitus — durch sehr mannigfache Wirts- und Generationsverhältnisse aus. Eine phylogenetische Deutung dieser Erscheinung gab MORDVILKO (1934, 1935). Er wies auf die schwache morphologische Differenzierung der Generationsfolge bei *Anoecia* hin und schloß hieraus auf eine weniger enge Bindung der einzelnen Generationen an den jeweiligen Wirt. Eine weniger strenge ernährungsphysiologische Spezialisierung der Hauptwirtsgenerationen habe es einigen Arten ermöglicht, auch mit der fundatrigenen Serie auf den ursprünglichen Nebenvirt überzugehen und hier den vollständigen Generationszyklus zu durchlaufen (= sekundäre Monoecie).

BOERNER (1948, 1950) schuf für diese sekundär monoecischen Formen die Gattung *Neanoecia*. Es gelang ihm ferner nachzuweisen, daß die bis dahin (MORDVILKO 1935) für sehr variabel gehaltene Art *A. corni* F. in Wirklichkeit ein Gemisch von morphologisch und wirtsmäßig sich unterscheidenden Arten darstellt. Da inzwischen neue Beobachtungen über die Morphologie und Biologie der Anoeciinen vorliegen, soll hier versucht werden, das von MORDVILKO gegebene und von BÖRNER überarbeitete phylogenetische Bild dieser Unterfamilie weiter auszugestalten.

Als phylogenetisch alte morphologische Merkmale der Anoeciinen können Spitzborsten, unregelmäßige Borstenstellung, Marg. Tub. auf den Paratergiten 1—7, gut entwickelte Fazettenaugen, 6-gl. Ant., Besitz von Nebenrhin., Panzerung der Abd. Tergite und die Beborstung der Analregion (= „Trophobioseorgan“) angesehen werden, da diese Merkmale in allen 3 Gattungen auftreten oder bei den morphologisch ursprünglicheren geflügelten Formen deutlich ausgebildet sind. Als ursprünglich dürfen auch die ventralen Drüsenfelder der oviparen Formen von *Neanoecia* und *Paranoecia* betrachtet werden, die bei den benachbarten Hormaphidinen, bei *Mindarus*, *Glyphina* usw. ebenfalls vorkommen. Als phylogenetisch ursprüngliche Erscheinung muß schließlich die bei *Paranoecia* und *Neanoecia*

zu beobachtende Ähnlichkeit zwischen Fundatrices, viviparen Virginogenien und oviparen Weibchen gewertet werden.

Da auf Grund der übereinstimmenden Morphologie eine monophyletische Entstehung der Anoeciinen angenommen werden muß und andererseits innerhalb der wirtswechselnden Gattung *Anoecia corni* als primäre Wirtspflanze und die als Nebenwirt dienenden Gramineen als sekundär besiedelte Wirte gelten dürfen (MORDVILKO 1928), können die Stammformen der Cornaceen als ursprüngliche Wirte aller Anoeciinen angesehen werden. Von hier aus muß im Verlauf der stammesgeschichtlichen Entfaltung die Besiedlung der Gramineen und Cyperaceen erfolgt sein.

Dabei hat sich bei den Vertretern der Gattung *Anoecia* ein obligatorischer Wirtswechsel herausgebildet. Diese Gattung stellt wegen ihrer „synapomorph“⁴⁾ auftretenden Abbauerscheinungen bei den Sexuales und der fundatrigenen Serie eine von *Paranoecia* und *Neanoecia* getrennte Gruppe dar. Innerhalb der Gattung hat die fast ausschließlich holozyklische *A. corni*-Gruppe eine Anzahl morphologisch ursprünglicher Züge bewahrt (Ausbildung und Anordnung der Beborstung). Als am wenigsten weit von der Stammform entfernt darf hier *A. corni* F. angesehen werden. ($\pm$ großer Nebenwirtskreis, vielleicht verbunden mit Wirtsrassenbildung, große morphologische Variabilität, Zahl der Marg. Tub. noch vollständig). Durch Übergang und Spezialisierung auf einen neuen Nebenwirt und dadurch bedingte morphologische Veränderungen (Größenzunahme, positiv allometrische Steigerung der Rüssellänge) kann hieraus die Art *A. major* Boerner entstanden gedacht werden, während sich *A. haupti* Boerner durch endgültigen Verlust der schon bei der Stammart *A. corni* F. gelegentlich ausfallenden Marg. Tub. auf den Paratergiten 5 + 6 — verbunden mit einer Einengung des Wirtskreises — ableiten läßt.

Die ebenfalls einen großen Wirtskreis besitzende und Ansätze zur Wirtsrassenbildung aufweisende *A. nemoralis*-Gruppe ist nicht nur morphologisch stärker abgewandelt (weitgehender Ersatz der dichten Borstenstellung durch gereihte Anordnung, Verdrängung der Spitzborsten durch Spatelborsten, Verlust der Marg. Tub. auf den Paratergiten 5 und 6), sondern sie zeigt auch eine starke Tendenz zur Anholozyklie. Im Zusammenhang hiermit steht der in dieser Gruppe zu beobachtende Saisonpolymorphismus und die stärker ausgeprägte Formicophilie.

Die UnterGattung *Subanoecia* hat sich morphologisch am weitesten von der Ausgangsform entfernt (Umwandlung und Reduktion der Dorsalbeborstung, Verlust der Abd.-Panzerung bei fundatrigenen Geflügelten). Sie zeigt jedoch wie die *Anoecia corni*-Gruppe keine Tendenz zur Anholozyklie. Auch die Bindung an einzelne Nebenwirtsgattungen ist hier noch nicht so eng wie bei den übrigen Gruppen.

Die monoecisch-holozyklischen Anoeciinen wurden von BOERNER in der Gattung *Neanoecia* vereinigt. Durch den Fund der zu *Neanoecia* gestellten Art „*pskovica*“ Mordv. im Beobachtungsgebiet wurde eine Überprüfung der systematischen Stellung dieser Art möglich. Dabei zeigte sich, daß

⁴⁾ Die Begriffe (syn-)apomorph und (syn-)plesiomorph stammen von HINNIG (1953). Dort, wo im Verlauf der Phylogenie eine Spaltung in 2 Schwestergruppen auftritt, weicht eine Gruppe in der Regel stärker von der Stammform ab (= Apomorphie), während die andere sich weniger weit von dieser entfernt hat (= plesiomorphe Gruppe). (HINNIGS „Deviationsregel“). Übereinstimmung in apomorphen Merkmalen ist Synapomorphie, gemeinsam auftretende plesiomorphe Merkmale werden als symplesiomorph bezeichnet.

„*Neanoecia*“ *pskovica* Mordv. nicht nur durch das Fehlen des Terminalfortsatzes der Ant. Gl. von allen übrigen Anoeciinen deutlich unterschieden ist, sondern auch infolge einer abweichenden Ausbildung der ventralen Drüsenfelder eine Sonderstellung einnimmt. Die *Neanoecia*-Arten *krizusi* Boerner und *ziritzi* Mordv. zeigen eine wesentlich engere Beziehung zur Gattung *Anoecia* als zu der isoliert stehenden Art *pskovica* Mordv. Für diese wird daher die neue, bis jetzt monotypische Gattung *Paranoecia* aufgestellt. Die Gattungen *Anoecia* und *Neanoecia* zeichnen sich gegenüber der neu aufgestellten Gattung *Paranoecia* nicht nur durch eine gemeinsame Nebenwirtsfamilie (=Gramineen) und durch große Ähnlichkeit der virginogenen Formen aus, sie besitzen auch in den hier in der Regel vorkommenden Spatelborsten ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal (=Synapomorphie), das eine generische Trennung von *Paranoecia* rechtfertigt.

Diagr. 2. Schema der Phylogenie der *Anoeciinae*

Wirts- und Generationsverhältnisse

± anholozykl.

Anoecia nemoralis-Gr.Subanoecia

± holozykl., heteroecisch

Anoecia corni-Gr.*Neanoecia*

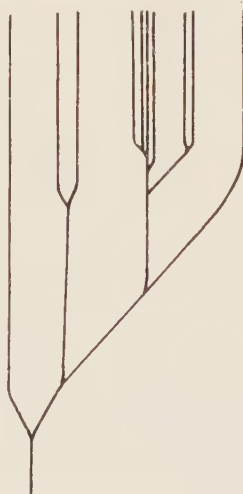
Holozykl., sek. moneocisch

Paranoecia

Vermutetes Verwandtschaftsverhältnis

(Anordnung auf Grund der Beborstung, der Zahl der Marg. Tub., der Ausbildung des Ant. Endgl. und der morphologischen Differenzierung der Generationsfolge.)

Der plesiomorphen *Paranoecia* steht die synapomorphe Gruppe *Neanoecia* — *Anoecia* gegenüber. Innerhalb dieser Gruppe wird *Anoecia* als apomorph, *Neanoecia* als plesiomorph aufgefaßt.



Paranoecia und *Neanoecia* sind zu einem Zeitpunkt, in dem ihre Generationsfolge noch wenig differenziert war, mit all ihren Generationen auf sekundäre Wirte übergegangen (MORDVILKO 1935). Die weitere stammesgeschichtliche Entwicklung wurde hier infolgedessen nicht mehr wie bei *Anoecia* durch einen Wirtswechsel von oberirdisch besiedelten Sträuchern

zu Graswurzeln beeinflusst, sondern lediglich durch die stetige unterirdische Lebensweise bestimmt. Da alle Generationen denselben Wirt bewohnen und den gleichen ökologischen Faktoren ausgesetzt sind, haben sie sich morphologisch bedeutend weniger weit auseinander entwickelt als die Morphen der wirtswechselnden Arten. Dagegen brachte die andauernd unterirdische Lebensweise eine Reihe von allgemeinen Rückbildungserscheinungen mit sich. Es kam zum gänzlichen oder teilweisen Abbau der Abd.-Panzerung, der Facettenaugen, der sek. Rhinarien und gelegentlich zur Verringerung der Zahl der Ant. Gl. Ferner verschwanden die geflügelten Formen weitgehend oder vollständig. Gleichzeitig gestalteten sich die Beziehungen zu bestimmten Ameisenarten enger. Als ursprüngliches (=symplesiomorphes) Merkmal blieben die ventralen Drüsensfelder der Oviparen, die die in den Boden abgelegten Eier mit einer schützenden Wachsschicht versehen, erhalten. Während bei *Neanoecia* mindestens 2 morphologisch sehr variable Arten vorliegen, die eine unterschiedliche Reduktion bzw. Differenzierung der systematisch wichtigen Merkmale aufweisen (Beborstung, Marg. Tub., Abd. Panzerung), stellt *Paranoecia pskovica* Mordv. — von den allgemeinen, durch stetige unterirdische Lebensweise bedingten Abbauerscheinungen und dem Fehlen der Terminalfortsätze der Antennen abgesehen — eine noch recht ursprüngliche Form dar. (Marg. Tub. vollständig, noch keine Spatelborsten).

Auch in der Art und Weise der Eiablage und Überwinterung zeigt *Paraneecia* ursprünglichere Verhältnisse. Ähnlich wie in der Nachbargattung *Glyphina* bedecken hier die Weibchen mit Hilfe ihrer Hinterbeine die Eier mit einer deutlich ausgebildeten Wachsumhüllung; diese Eigelege bleiben dann den Winter über in der Regel frei im Boden. Demgegenüber werden die nur spärlich mit Wachs versehenen *Neanoecia*-Eier regelmäßig von Ameisen eingesammelt und in eigenen Kammern gestapelt.

Bestimmungsschlüssel für die ungeflügelten Virginogenien der mitteleuropäischen Anoeziinen⁵⁾

1. (2) Processus terminalis des Ant. Endgl. nicht fingerförmig abgesetzt, nur $\frac{1}{10}$ der Länge des Endgliedes einnehmend. Facetten der ventralen Drüsensfelder der Oviparen sehr klein (Durchmesser 0,004—0,007). Monoecisch holozykl., an *Carex*-Wurzeln.
... Paranoecia nov. gen.
 Abd. ungepanzert, Marg.-Tub. auf den Abd.-Segm. 1—7. Rüssel bis zum 3. oder 4. Abd.-Segm. reichend. Nur Spitzborsten, diese auf Tergit 8, 7 (selten 6, bei Juv. gelegentlich auch 5) jeweils in einer Zeile, sonst dicht gestellt. Facettenaugen fehlend. Große Tiere (2,4—3,0).
... P. pskovica Mordv.
2. (1) Processus terminalis des Ant. Endgl. fingerförmig abgesetzt, mindestens $\frac{1}{4}$ der gesamten Länge des Endgl. einnehmend. Ventrale Wachsdrüsen der Oviparen entweder fehlend oder mit großen Facetten (Durchmesser 0,009—0,015). Nebenwirt: Gramineen.
3. (6) Monoecisch-holozykl. an Gramineenwurzeln. Fundatrices gleichen den Virginogenien. Ovipare Weibchen in der Regel mit 6 Ant. Gl., so groß wie die virginoparen Tiere, aber mit ungepanzertem

⁵⁾ Bei der Ausarbeitung des Schlüssels wurde ein mir von Herrn Ob.-Reg.-Rat Dr. Boerner freundlicherweise überlassener Bestimmungsschlüssel mitverwendet.

- Abd. Virginogenien entweder ohne oder mit kleinen Facettenaugen (bis 25 Ommatidien) und ohne Abd. Panzerung oder, wenn großäugig und mit Rückenpanzerung, ohne Spatelborsten und ohne Marg. Tub. auf den Segm. 5 und 6. ... *Neanoecia* Boerner
4. (5) Virginopare mit sklerotischer Rückenplatte (= Diskoidalplatte). Marg. Tub. fehlen auf den Paratergiten 5 und 6. Nur Spitzborsten, diese auf Tergit 6 und 7 reihig, sonst unregelmäßig gestellt. Mit großen Facettenaugen (60 und mehr Ommatidien). Ant. Gl. II meist länger als I. Ovipare mit weichhäutigem Abd. und ohne Facettenaugen. An *Agropyrum*. ... *N. krizusi* Boerner
 5. (4) Ovipare und Virginopare ohne Abd. Panzerung und beide kleinäugig (bis 25 Ommatidien), Ovipare gelegentlich nur mit 5-gl. Ant. Neben Spitzborsten können Spatelborsten vorhanden sein. Marg. Tub. auf den Segm. 1—7. Sek. Rhin. fehlen. An *Festuca*, *Agrostis* usw. ... *N. zirnitzii* Mordv.
 6. (3) Entweder heteroecisch (Hauptwirt *Cornus*, Nebenwirt Gramineen) oder anholozykl. an Gramineenwurzeln. Fundatrix und die zwerghaft ausgebildeten oviparen Weibchen nur mit 5 Ant. Gl. Virginogenien stets mit $\pm$ gepanzerten Abd., mit großen Facettenaugen und meist mit sek. Rhin. ... *Anoecia* Koch
 7. (18) Fundatrigenae Geflügelte mit Abd. Panzerung. Rückenbeborstung der virginogenen Erstlarven stets deutlich (Borstenlänge 0,5—0,1). ... Subgen. *Anoecia* s. str.
 8. (15) Zumindest auf den Abd. Tergiten 1—4 dicht und unregelmäßig angeordnete Spitzborsten, dazwischen nur ausnahmsweise vereinzelte Spatelborsten. In der Regel sind die Marg. Tub. auf den Abd. Segm. 1—7 vollständig. Vorwiegend holozykl. ... *A. corni*-Gruppe
 9. (14) Marg. Tub. bei normal ausgebildeten Tieren auf den Abd. Segm. 1—7. Oft besitzen auch die Ad. Spatelborsten.
 10. (11) Spatelborsten fehlend oder nur auf Tergit 6 und 7. Rüssel bei den Ad. bis zur Abd. Mitte, bei den L_1 bis zum Abd. Ende reichend. Das Verhältnis von Rüsselglied 2—4 zu Ant. Gl. VI beträgt bei den Ad. 4,0—4,8. Große Tiere (2,2—3,0). An *Phalaris arundinaceae*. ... *A. major* Boerner
 11. (12) Spatelborsten oft auch auf weiteren Abd. Tergiten. Rüssel bei den Ad. bis zum 3. Coxenpaar, bei den L_1 bis zur Abd. Mitte reichend. Das Verhältnis von Rüssel Gl. 2—4 zum Ant. Gl. VI beträgt bei den Ad. 2,7—4,1.
 12. (13) Bei Ad. und Juv. Tergite 7,6 selten auch 5 mit reihig angeordneten, meist spatelförmig ausgebildeten Borsten. Sonst nur dicht und unregelmäßig gestellte Spitzborsten. Sek. Rhin. vorhanden. Länge der ad. Exules 1,9—2,8; Rüssellänge 0,60—1,05. An *Dactylis*, *Agrostis*, *Holcus* usw. ... *A. corni* F. sens. Boerner
 13. (12) Spatelborsten der Ad. stets auf den Abd. Segm. 7—5, gelegentlich auch auf 4. Die L_1 trägt auf den Tergiten 7—4, selten auch auf 3,2 und 1, je in einer Reihe angeordnete Spatelborsten. An *Cynosurus*, *Agrostis* usw. ... *A. disculigera* Boerner

14. (9) Marg. Tub. fehlen regelmäßig auf Abd. Segm. 5 und 6. Ac. Tiere nur mit Spitzborsten, diese auf Tergit 7 in einer Reihe, sonst unregelmäßig gestellt. Bei Erstlarven kommen Spatelborsten auf den Tergiten 7—5 vor. An *Bromus* usw. ... *A. haupti* Boerner
15. (8) Höchstens auf den Abd. Tergit 1 und 2 dicht und unregelmäßig angeordnete Spitzborsten, oft aber auch hier Spatelborsten. Auf den Tergiten 3—7 stehen die Borsten, meist Spatelborsten, gelegentlich Spitzborsten, jeweils in einer sehr lockeren, oft unvollständigen Querreihe. Auf den Abd. Segm. 5 und 6 fehlen die Marg. Tub. stets. Vorwiegend anholozykl. ... *A. nemoralis*-Gruppe
16. (15) Spatelborsten auf Abd. Tergit 7—3 (2) (= Winterform) oder auch auf Tergit 1 und auf dem Mt. Thor. (= Sommerform). An *Poa Arrhenatherum*, *Phleum* usw. ... *A. nemoralis* Boerner
17. (14) Spatelborsten (bei Ad. und Larven) auch auf Ms. und P. Thor. und Kopf, häufig auch auf den Ant. und Beinen. An *Bromus Deschampsia*. ... *A. furcata* Boerner
18. (7) Fundatrigenae Geflügelte ohne Abd. Panzerung. Spatelborsten kommen bei den Virginogenien auf dem ganzen Rücken vor, sind jedoch schon bei L₁ auf der Abd. Mitte so reduziert, daß diese nahezu kahl erscheint. Marg. Tub. auf den Abd.-Segm. 1—7 ausgebildet. Den geflügelten Tieren fehlen auf dem Ant. Endglieder stets die Nebenrhin. ... Subgen. *Subanoecia* Boerner
... *A. vagans* Koch

Beschreibungen der Gattungen und Arten

Gen. *Paranoecia* nov. gen.

Genotyp: *Anoecia pskovica* Mordvilko 1916.

Diagnose: Processus terminalis des Ant. Endgl. nicht fingerförmig abgesetzt, nur etwa $\frac{1}{10}$ der Länge des Endgl. einnehmend. Facetten der ventralen Drüsenfelder der Oviparen sehr klein (Durchm. 0,004—0,007). Moneocisch-holozykl. Die einzige bekannte Art an *Carex*-Wurzeln.

Paranoecia pskovica (Mordvilko 1916)

Syn.: *Anoecia pskovica* Mordvilko 1916; *Neanoecia pskovica* (Mordvilko) Boerner 1950;

Untersuchtes Material: 19 eigene Funde.

Ad. ungeflügelte Virginogenie

Körperfarbe: schmutzig weißgrau. Gestalt ähnlich wie bei *Anoecia*, jedoch bedeutend größer. Körper mit Ausnahme von Kopf, Thor., Paratergiten, Genital- und Analplatte ungepanzert, auf dem Abd. höchstens kleine unregelmäßig begrenzte Skleritfelder. Marg. Tub. auf den Seiten des P. Thor. und auf den Paratergiten 1—7. Es sind nur Spitzborsten (0,05—0,13) vorhanden. Auf Tergit 8, gelegentlich auch auf Tergit 7 und 6 sind sie einreihig, auf den übrigen Tergiten regellos angeordnet. Ant. 6-gliedrig. Der Processus terminalis des letzten Ant. Gl. ist sehr kurz (nur $\frac{1}{10}$ der

Länge von Gl. VI). Die beiden prim. Rhin. wie bei *Anoecia*. Gelegentlich treten sehr kleine (Durchm. ca. 0,008) sek Rhin. auf. Facettenaugen fehlend, nur Triommatidien vorhanden. Rüssel sehr lang, bis zum 3. oder 4. Abd. Tergit reichend. Analregion und Siphonen wie bei *Anoecia*.

Körperl.	2,4—2,7	Ant. Gl. I	0,081—0,130	Rhin. auf:
Körperbr.	1,4—1,7	Ant. Gl. II	0,110—0,145	
Rüssel	1,2—1,5	Ant. Gl. III	0,450—0,570	III 0—6
Ant.	1,3—1,5	Ant. Gl. IV	0,165—0,180	IV 0—3
		Ant. Gl. V	0,165—0,195	V 0—2 +1
		Ant. Gl. VI	0,165—0,210	VI 0 +1

Virginogenie, Erstlarve

Weißlich, langgestreckt. Körperl. ca 1,10—1,20. Marg. Tub. wie bei dem Ad. Siphonen fehlend. Nur Spitzborsten vorhanden, diese auf den Tergiten 8—6, selten auch auf 5 einreihig, sonst unregelmäßig. Rüssel (Länge 0,95—1,25) weit über die Mitte des Abd. hinausreichend.

Ad. amphigones Weibchen (ovipar)

Gleicht der viviparen Virginogenie. Es unterscheidet sich von ihr lediglich durch relativ kürzere Ant. und einen relativ kürzeren Rüssel und durch den Besitz zwei sehr großer, auf der Ventralseite des Abd. liegender Wachsdrüsenfelder. Diese sind rundlich bis oval, sie reichen vom 4. bis 8. Sternit und vom Marg. Tub. bis gegen die Sternitmitte hin. Die Fazetten dieser Drüsenfelder sind außerordentlich klein (Durchm. 0,004—0,007) und sehr zahlreich. Bei reifen Weibchen schimmern die beiden großen Eier dunkel durch das Integument durch.

Lebende Tiere sind an der Abd. Unterseite und an den Flanken mit einer weißen, seidig schimmernden Wachsabscheidung bedeckt.

Körperl.	2,35—3,00	Ant. Gl. I	0,095—0,130	Rhin. auf:
Körperbr.	1,35—1,80	Ant. Gl. II	0,095—0,145	
Rüssel	1,05—1,40	Ant. Gl. III	0,410—0,490	III 0—2
Ant.	1,10—1,40	Ant. Gl. IV	0,130—0,180	IV 0—2
		Ant. Gl. V	0,130—0,195	V 0—2 +1
		Ant. Gl. VI	0,165—0,210	VI 0 +1

Ad. Männchen

Farbe weißlichgrau. Gestreckte, schlanke Körpergestalt; Tier wesentlich kleiner als das Weibchen. Abd. Ende nach unten eingekrümmt. Körper entweder völlig ungepanzert oder nur undeutlich sklerotisiert. Marg. Tub. klein aber deutlich, auf P. Thor. und den Paratergiten 1—7. Nur Spitzborsten (0,06—0,12), diese auf den Tergiten 8 und 7 einreihig, sonst ungleichmäßig aber locker angeordnet. Ant. nur 5-gl. Prim. Rhin. normal. Nur Triommatidien, keine Facettenaugen entwickelt. Ohne Siphonen.

Körperl.	1,50—2,60	Ant. Gl. I	0,082—0,098	Sek. Rhin.
Körperbr.	0,65—0,75	Ant. Gl. II	0,082—0,098	fehlen
Rüssel	0,65—0,82	Ant. Gl. III	0,290—0,330	
Ant.	0,73—0,80	Ant. Gl. IV	0,130—0,145	
		Ant. Gl. V	0,145—0,165	

Biologie

Wirte. Die Art lebt an Wurzeln und Ausläufern von *Carex* (MORDVILKO gibt sie auch von *Eriophorum* an). Übertragung auf Cymineen gelang nicht.

Generationsverhältnisse. *P. pskovica* ist eine sek. monotokische Art, die vorwiegend holozykl. lebt, vereinzelt jedoch auch anholozykl. zu überwintern vermag.

Jahreszyklus. Ende April schlüpfen die Fundatrices aus dem Boden frei abgelegten Eiern. Den Sommer über wurden die Tiere in der Regel außerhalb von Ameisenhaufen angetroffen. Geflügelte Formen wurden im Beobachtungsgebiet nicht gefunden, sie werden jedoch von MORDVILKO (1935) aus dem westlichen Rußland erwähnt. Es wurden auch Sommer stets nur kleine Populationen (10—20 Tiere) beobachtet. Vom Anfang Oktober bis Anfang Dezember traten neben virginoparen Virginogenien auch ovipare Weibchen auf. Männchen konnten nur in 2 Populationen gefunden werden (Mitte und Ende Oktober). Die Begattung fand Ende Oktober statt. Da die Männchen wesentlich seltener sind als die Weibchen, vermutete MORDVILKO, daß auch unbefruchtete Eier abgelegt werden können.

Die Eiablage begann im Beobachtungsgebiet im November und dauerte bis Anfang Dezember. Die reifen Weibchen fallen zu dieser Zeit sofort durch den weißen Wachsflaum auf, den sie auf der Ventralseite, an den Hinterbeinen und teilweise auch auf dem Rücken tragen. Dieser Wachsflaum umgibt später die beiden großen aneinanderklebenden Eier. Gewöhnlich werden 2 Eier abgelegt, selten nur eins. Oft findet man die toten Weibchen noch in unmittelbarer Nähe des Geleges.

Im Gegensatz zu den Eiern von *Neanoecia zirmitzi* werden die Eier einzeln im Boden liegenden und von Wachsflaum umhüllten Eigelege von *Paranoecia pskovica* in der Regel nicht in Ameisennester eingebracht. Im Gegensatz gegen wurden von Ende Oktober ab die ad. Tiere öfters in Ameisenhaufen (*Lasius flavus*) beobachtet, meist in eigenen „Blattlauskammern“. Comephoren kommt es auch in den Ameisenhaufen noch zur Eiablage. Da virginopare Tiere Anfang Dezember nur noch ganz vereinzelt gefunden werden, scheitert der größte Teil der Populationen im Spätherbst abzusterben.

Beziehungen zu Ameisen. *P. pskovica* wurde mit folgenden Ameisenarten zusammen angetroffen: *Lasius flavus* (14×), *L. niger* (2×). Insgesamt wurde bei 16 von 19 Populationen Besuch oder Beherbergung durch Ameisen festgestellt. Damit ist *P. pskovica* eine ausgeprägt formophile Art.

Räuber und Parasiten wurden nicht beobachtet.

Besiedelte Biotope. *P. pskovica* ist eine verhältnismäßig stenotope Art, die feuchte Biotope zu bevorzugen scheint. Sie wurde auf feuchten Magerrasen auf staunassen Boden und in anmoorigen Wiesen gefunden.

Fundorte. Die Art war bisher aus Mitteleuropa nicht bekannt, wurde aus dem westlichen Rußland und aus Ostpreußen von MORDVILKO (1935) erwähnt, während D. HILLE RIS LAMBERS (brieflich) sie neuerdings

in England feststellen konnte. Eigene Funde aus dem Mittelfränkischen Becken (Erlangen, Biengarten) und aus der Bayerischen Hochebene (Ammerseegebiet).

Gen. *Neanoecia* Boerner 1950

Typ. auct.: *N. krizusi* Boerner 1950

Diagnose: Processus terminalis des Ant. Endgl. fingerförmig abgesetzt, mindestens $\frac{1}{4}$ der gesamten Länge des Endgl. einnehmend. Facetten der ventralen Drüsenfelder der Oviparen verhältnismäßig groß (Durchm. 0,009—0,015). Fundatrices gleichen den Virginogenien, die oviparen Weibchen besitzen in der Regel 6 Ant. Gl. Monoecisch-holozykl. an Gramineenwurzeln.

Neanoecia krizusi Boerner 1950

Die Beschreibung dieser Art, die im Beobachtungsgebiet nicht gefunden werden konnte, beruht auf 4 Präparaten der Sammlung BOERNER.

Fundatrix, Erstlarve

Die von BOERNER gezüchteten Fundatriceslarven entsprechen völlig der Nachkommenschaft der Virginogenien. Es kann daher angenommen werden, daß auch die adulten Fundatrices mit den Virginogenien übereinstimmen.

Ad. ungeflügelte Virginogenie

Körpergestalt und Farbe wie bei *Anoecia haupti*. Der ganze Rücken ist kräftig chitiniert. Marg. Tub. fehlen auf den Paratergiten 5+6. Es sind nur Spitzborsten (Länge 0,04—0,065) vorhanden, die auf den Tergiten dicht und unregelmäßig verteilt sind. Nur auf Tergit 6 und 7 reihig geordnete Borsten. Ant. und Facettenaugen wie bei *Anoecia haupti*.

Körperl.	2,10—2,40	Ant. Gl. I	0,088—0,96	Rhin auf:
Körperbr.	1,45—1,55	Ant. Gl. II	0,096—0,112	
Rüssel	0,65—0,69	Ant. Gl. III	0,288—0,350	III 0
Ant.	0,89—1,06	Ant. Gl. IV	0,120—0,150	IV 0—2
		Ant. Gl. V	0,135—0,175	V 0—2 +1
		Ant. Gl. VI	0,210—0,230	VI 0 +1

Virginogenie, Erstlarve

Länge: 0,80—0,96. Marg. Tub. wie bei Ad. Nur Spitzborsten vorhanden, auf Ms. und Mt. Thor. und auf den Abd. Tergiten jeweils in einer Längsreihe. Rüssel (0,45—0,55) reicht etwa bis zum 3. Abd. Segm.

Ad. ovipares Weibchen

Abd. weichhäutig, nur Kopf, Thor. und Analregion stärker chitiniert. Marg. Tub. fehlen auf den Paratergiten 5 und 6. Beborstung wie bei den viviparen Ad. Facettenaugen fehlen, nur Triommatidien vorhanden. Ant. 6-gl. Die ventralen Drüsenfelder konnten bei den untersuchten Tieren, vermutlich wegen zu starker Mazeration, nicht mehr festgestellt werden.

Körperl.	1,90—2,00	Ant. Gl. I	0,056—0,064	
Körperbr.	1,05—1,20	Ant. Gl. II	0,072—0,080	
Rüssel	0,45—0,47	Ant. Gl. III	0,150—0,185	
Ant.	0,59—0,72	Ant. Gl. IV	0,072—0,096	Sek. Rhin. fehlen
		Ant. Gl. V	0,088—0,120	
		Ant. Gl. VI	0,160—0,185	

Die Art lebt monoecisch-holozykl. an Wurzeln von *Agropyrum*. Nur aus der Umgebung Naumburgs bekannt.

Neanoecia zirnitzi (Mordvilko 1931)

Syn.: *Anoecia zirnitzi* Mordvilko 1931.

Untersuchtes Material: 3 Präparate der Sammlung Boerner. 29 eigene Funde.

Die Dorsalbeborstung der in dieser Art vereinigten Tiere ist teilweise recht unterschiedlich ausgebildet. Da aber einzelne Populationen eine vermittelnde Stellung einnehmen und andererseits in 2 Fällen innerhalb einer Population eine Umwandlung des Borstentyps beobachtet werden konnte, scheint eine Aufspaltung der Art auf Grund des vorliegenden Materials noch nicht gerechtfertigt.

Fundatrix. Erstlarve

Fundatriceserstlarven (Körperl. 0,85—1,05) gleichen in allen Merkmalen denen der Virginogenien, es wurden jedoch stets nur Spitzborsten beobachtet. Nach der 1. Larvalhäutung können diese teilweise durch Spatelborsten ersetzt werden.

Ad. ungeflügelte Virginogenie

Körperfarbe je nach dem Grad der Sklerotisierung graugrün, bräunlichgrün bis olivbraun. Gestalt wie bei *Anoecia*. Die Abd. Tergite stets ohne Diskoidalplatte, Rücken entweder völlig weichhäutig oder mit kleinen, unregelmäßig verteilten Skleritplättchen, bei manchen Tieren sind noch größere Partien der Abd. Mitte zusammenhängend, aber schwach sklerotisiert. Marg. Tub. auf den Seiten des P. Thor. und auf den Paratergiten der Abd. Segm. 1—7, auf 5 und 6 gelegentlich undeutlich. Borsten auf dem 8. und 7. Tergit jeweils in einer Zeile, sonst unregelmäßig angeordnet. Spatel- bzw. Gabelborsten entweder auf den Tergiten 1—7, dem Thor. und Kopf (vereinzelt auch auf Ant. und Beinen), oder nur auf dem Abd. und der hinteren Thor. Region, sehr oft vollständig durch Spitzborsten ersetzt (Durchschnittl. Länge der Spitz- bzw. Spatelborsten: 0,04—0,10). Facettenaugen entweder völlig fehlend oder nur sehr klein, mit 2—10, selten bis 25 Ommatidien. Ant. meist 6-gl., selten 5-gl. (Gl. III und IV dann nicht getrennt). Prim. Rhin. wie bei *Anoecia*. Rüssel bis zum 3. Coxenpaar reichend. Analregion und Siphonen wie bei *Anoecia*.

Körperl.	1,45—2,10	Ant. Gl. I	0,057—0,081	
Körperbr.	0,95—1,30	Ant. Gl. II	0,065—0,098	
Rüssel	0,42—0,54	Ant. Gl. III	0,147—0,200	
Ant.	0,60—0,75	Ant. Gl. IV	0,073—0,114	Sek. Rhin. fehlen
		Ant. Gl. V	0,098—0,130	
		Ant. Gl. VI	0,147—0,180	

Virginogenie, Erstlarve

Weißlich, langgestreckt (Körperl. 0,80—0,90). Marg. Tub. auf P. Thor. und Abd. Segm. 1—7. Siphonen fehlend. Borsten auf Abd. und Thor. jeweils einzellig (auch noch bei L₂). Spatel- bzw. Gabelborsten können auf den Abd. und Thor. Tergiten und auf dem Kopf ausgebildet sein. Rüssel (Länge 0,39—0,41) das 3. Coxenpaar überragend.

Ad. ovipares Weibchen

Färbung und Gestalt wie bei den viviparen Tieren, jedoch scheinen bei reifen Ad. die beiden Wintereier dunkel durch das Integument. Weiter unterscheiden sich die Tiere von der viviparen Form durch zwei an den Seitenrändern der hinteren ventralen Abd. Region liegende Wachsdrüsenfelder. Diese aus kleinen polygonalen Facetten (Durchm. 0,009—0,015) zusammengesetzten Drüsenfelder besitzen eine rundlich-ovale Gestalt, sie liegen auf dem 4.—6. Sternit. Etwa 30% der untersuchten Tiere besaßen 5-gl. Ant. (Gl. III und IV nicht getrennt, Länge des Gl. III in diesem Fall 0,212—0,245.) Die übrigen Merkmale und Maße wie bei der viviparen Form, jedoch sind im Durchschnitt die Facettenaugen noch etwas kleiner und die Sklerotisierung der Abd. Tergite ist etwas geringer. Lebende Tiere tragen auf der Ventralseite und den Flanken des Abd. eine weiße, seidig glänzende Wachausscheidung.

Biologie

Wirte. Die Tiere wurden auf dünnen Wurzeln von *Festuca rubra fallax* (5×), *F. ovina* (1×), *Agrostis tenuis* (3×), *Brachypodium silvaticum* (1×) und einer Reihe weiterer Gramineen gefunden. Die Fundatrices konnten an *Lolium multiflorum* gezüchtet werden.

Generationsverhältnisse. Die Art ist sek. monoecisch und holozykl.

Jahreszyklus. Von Mitte bis Ende April schlüpfen die jungen Fundatrices aus den in Ameisenhaufen gestapelten Wintereiern. Auf der Suche nach Wirtspflanzen wandern sie größtenteils aus den Ameisenhaufen aus. Vom Mai bis zum Oktober wurden die Aphiden in der Regel frei im Boden gefunden. Geflügelte Tiere konnten nicht beobachtet werden, sie sind auch in der Literatur nicht erwähnt. Die Tiere leben jeweils nur in kleinen Kolonien, deren Umfang 15 bis 20 Individuen nicht übersteigt. Von Oktober bis Anfang Dezember treten ovipare Weibchen auf. Der Umstand, daß bei dieser Art zwar 12 Populationen mit oviparen Weibchen, aber niemals Männchen gefunden wurden, spricht dafür, daß sie — zumindest im Beobachtungsgebiet — ihre Wintereier parthenogenetisch zu erzeugen vermag. Ein sicherer Nachweis durch Zucht von isolierten Weibchen gelang jedoch nicht.

Die Eiablage setzte Mitte Oktober ein und dauerte bis zum Dezember. Sie fand in fast allen Fällen in Ameisenhaufen statt. In der Regel werden von jedem Weibchen 2 Eier abgelegt. Frei in die Erde abgelegte Eier, die im Gegensatz zu *P. pskovica* nur eine sehr spärliche oder gar keine Wachshülle besitzen, wurden von *Lasius flavus* eingesammelt. Diese Ameise depониert die Eier zusammen mit denen anderer Wurzelaphiden in eigenen Kammern. Sie sind dort miteinander zu großen Massen verklebt. Einzelne Ei-

pakete enthielten bis zu 900 Eier! Die Weibchen sterben nach der Eiablage. Anfang Dezember wurden nur noch vereinzelte virginopare Tiere in den Ameisenhaufen gefunden. Eine erfolgreiche Überwinterung ad. Tiere konnte nicht festgestellt werden.

Beziehungen zu Ameisen. Die Art wurde stets nur mit *Lasius flavus* (28 ×) zusammen gefunden. Von 29 beobachteten Populationen wurde bei 28 Besuch oder Beherbergung durch Ameisen festgestellt, 14 von Mai bis Oktober gefundene Kolonien befanden sich zwar außerhalb der Ameisenhaufen, aber oft in deren unmittelbarer Nähe. Von November bis April wurde *N. zirnitzi* nur in Ameisenhaufen angetroffen. Immer wurden die Wintereier in Ameisennestern deponiert. Dabei kam ihnen eine sorgfältige Pflege von seiten der Ameisen zu. Bei Störung des Nestes wurde stets sofort der Abtransport der freiliegenden Eier durchgeführt. In Gläsern aufbewahrte Eier wurden von den beigegebenen Ameisen wiederholt umlagert, nachdem sich in den ursprünglichen Kammern Kondenswasser niedergeschlagen hatte.

Damit erscheint bei *Neanoecia zirnitzi* eine engere Bindung an Ameisen (*Lasius flavus*) vorzuliegen, als bei den übrigen Vertretern der *Anoeciinae*. Da in Zuchtversuchen eine unmittelbare Abhängigkeit der Aphiden von Ameisen nicht nachgewiesen werden konnte und da hier die Eier auch ohne Ameisenbetreuung im Frühjahr junge Fundatrices lieferten, kann die Art zwar nicht als formicobiont bezeichnet werden, sie zeigt aber — offenbar bedingt durch die Monoecie an Wurzeln und durch das Fehlen eines wirklichen Schutzes für die abgelegten Eier — eine stark entwickelte Formicophilie.

Räuber und Parasiten wurden nicht beobachtet.

Besiedelte Biotope. Die Art wurde häufig gefunden in Fettwiesen, Magerrasen, Unkrautgesellschaften aller Art und in feuchten Wiesen. Vereinzelte Funde liegen vor aus mageren Bergweiden (Borstgrasgesellschaft) und aus der Silbergrasflur.

Fundorte: *Neanoecia zirnitzi* wurde aus Polen und Lettland von MORDVILKO (1935) beschrieben, BOERNER (1952) fand die Art in Thüringen, eigene Funde stammen aus dem Mittelfränkischen Becken, dem Maingebiet, dem Schwäbischen Jura, dem südlichen Schwarzwald und der Bayerischen Hohebene.

Gen. *Anoecia* Koch 1856

Typ. auct.: *Aphis corni* Fabricius 1775.

Syn.: *Schizoneura* Passerini 1863 (gleicher Typ) non Passerini 1860.

Diagnose: Processus terminalis des Ant. Endgl. fingerförmig abgesetzt, mindestens $\frac{1}{4}$ der gesamten Länge des Endgl. einnehmend. Fundatrices und ovipare Weibchen mit 5 Ant. Gl., Exules mit 6 Ant. Gl., mit gepanzertem Rücken und deutlich ausgebildeten Facettenaugen. Heterocisch-holozykl. oder anholozykl. Hauptwirt *Cornus*, Nebewirt Gramineen.

Sub. Gen. *Anoecia* s. str. Boerner 1952

Diagnose: Fundatrigenae Geflügelte mit Discoidalplatte.

Anoecia corni (Fabricius 1775) sensu Boerner 1952

Syn. *Aphis corni* Fabricius 1775; *Schizoneura corni* Hartig 1841; *Anoecia agrostidis* Boerner 1950.

Untersuchtes Material: 4 Präparate der Sammlung BOERNER, 70 eigene Funde.

Bei der Aufspaltung der *Anoecia corni* auctorum in morphologisch und wirtsmäßig voneinander abgegrenzte Arten (BOERNER, 1952) verblieben diejenigen Formen, deren Exules an Wurzeln von *Dactylis*, *Agrostis*, *Holcus* und *Bromus* leben und durch eine Reihe gemeinsamer Merkmale gekennzeichnet sind (Marg. Tub. auf den Paratergiten 1—7, Junglarven höchstens auf den Tergiten 5—7 mit Spatelborsten) bei der Art *Anoecia corni* F.

In der vorliegenden Arbeit können einerseits einige neue Nebenwirte genannt werden, während andererseits eine weitgehende Bindung der einzelnen Populationen an ihren jeweiligen Nebenwirt festgestellt wird. Gleichzeitig werden zwischen einigen von diesen wirtsspezifisch gebundenen Gruppen geringfügige morphologische Unterschiede gefunden. Die Art *Anoecia* sensu Boerner ist also weder wirtsmäßig noch morphologisch völlig einheitlich. Da die hier eingeordneten Populationen jedoch durch die Zahl der Marg. Tub. und die Art der Beborstung eine von den Nachbararten deutlich abgegrenzte Gruppe bilden, deren gemeinsame Merkmale viel stärker ins Gewicht fallen als die individuellen Abweichungen einzelner Populationen, erscheint eine noch weitere Aufspaltung der im BOERNERSchen Sinne aufgefaßten Art nicht gerechtfertigt.

BOERNER (1950) gab für seine *A. agrostidis* folgende Diagnose: Marg. Tub. auf Tergit 5+6 fehlend. Virginogene Larven auf Kopf, Beinen, Fühlern und P. Thor. nur mit Spitzborsten. Spatelborsten der Erstlarven auf Abd. ring 7—1, Ms. + Mt. Thor., aber auf dem Thor. nur spinal. An Wurzeln und Rhizomen von *Agrostis*.

Gekennzeichnetes Typenmaterial liegt in der Sammlung BOERNER nicht vor, jedoch konnten 2 Präparate von Exules geprüft werden, deren Nummer mit der Nummer von *A. agrostidis* in BOERNERS Katalog (1952) übereinstimmt. Dieses Material gleicht völlig der *A. corni* sensu Boerner. BOERNERS Diagnose dürfte an Hand abweichend ausgebildeter Emigrantennachkommen aufgestellt sein. Da keine qualitativen morphologischen Unterschiede zwischen *A. corni* und den an *Agrostis* gesammelten *Anoecia*-Populationen vorliegen, wird *A. agrostidis* hier als Synonym von *A. corni* betrachtet.

Tiere der fundatrigenen Serie

Eine Zuordnung der *Anoecia*-Fundatrices und Fundatrigenien auf *Cornus sanguinea* zu den entsprechenden wurzelbewohnenden Formen ist wegen der Merkmalsarmut der Hauptwirtsgenerationen noch nicht möglich.

Allgemein unterscheiden sich die Fundatrices von den Exules durch

1. das Fehlen von Facettenaugen;
2. den Besitz von nur 5 Antennengliedern;
3. das Fehlen sek. Rhin.;
4. die starke Variabilität in der Beborstung und in der Ausbildung der Marg. Tub. Etwa ein Drittel der untersuchten Tiere besitzt z. B. auf einer Körperseite Marg. Tub. auf den Abd. Segm. 1—7 (*A. corni*-Typ), während auf der anderen Körperhälfte die Tuberkel auf den Segm. 5 und 6 fehlen (*A. nemoralis*-Typ).

Die ungefl. Fundatrigenien besitzen wie die Exules Facettenaugen, 6 Ant. Gl. und sek. Rhin., sie zeigen aber nicht den für die Exules kennzeichnenden Beborstungstyp.

Ad. geflügelte Fundatrigenie

Extremitäten, Ant., Kopf und Thor. schwarzbraun, die Abd. Tergite 3—6 zu einer schwarzen sklerotisierten Platte verschmolzen (=Diskoidalplatte). Tergit 1 und 2 mit je einem kleinen braunen Querstreif. Tergit 7 mit dunklem Querband. Cauda, Anal- und Genitalplatte infolge Sklerotisierung schwärzlich, die weichhäutigen Teile des Abd. blaßgrünlich. Flügelgeäder: V. Fl.: Pterostigma groß, Radialramus gebogen. Die einmal gegabelte Media in ihrem prox. Drittel verwischt. Cu₁ und Cu₂ an der Basis deutlich getrennt, nach hinten divergierend. H. Fl.: Cu₁ und Cu₂ an der Basis weit getrennt, nach hinten divergierend. An den Seiten des P. Thor. und auf den Paratergiten der Abd. Segm. 1—7 je ein runder,

Exul, Erstlarve

Blaßgelblich grün, Gestalt langgestreckt. Länge 0,8—1,0. Die Marg. Tub. am P. Thor. und auf den Abd. Segm. 1—7 deutlich ausgebildet. Die Tergite 5—7 mit einreihig angeordneten, meist spatelförmigen Borsten besetzt, gelegentlich auf dem Tergit 5 selten auf 6 und 7 nur Spitzborsten. Die übrigen Tergite mit dicht und unregelmäßig gestellten Spitzborsten (ca. 20—35 pro Tergit). Die Scheitelregion des Kopfes trägt etwa 40 Spitzborsten. Ant. 5-gl., nur mit prim. Rhin. Siphonen noch nicht ausgebildet. Rüssel das Abd.-Ende nicht erreichend, seine Länge stark variierend (= 0,55 bis 0,9).

Ad. geflügelter Exul (virginopar)

Die Tiere gleichen den Emigranten, besitzen jedoch durchschnittlich eine höhere Zahl sek. Rhin.

Körperl.	1,75—3,00	Ant. Gl.	I	0,073—0,091	Rhin. auf	
Körperbr.	0,8 —1,20	Ant. Gl.	II	0,085—0,091		
V. Fl.	2,3 —3,00	Ant. Gl.	III	0,340—0,395	III	10—17
Rüssel	0,62—0,97	Ant. Gl.	IV	0,115—0,140	IV	3—5
Ant.	0,93—1,08	Ant. Gl.	V	0,120—0,150	V	1—4 + 1
		Ant. Gl.	VI	0,155—0,200	VI	0—2 + 1

Ad. geflügelter Exul (sexupar)

Die Sexuparen entsprechen morphologisch den virginoparen Geflügelten und den Emigranten, sie sind jedoch durchschnittlich etwas größer und besitzen im Mittel mehr sek. Rhin. als die beiden anderen geflügelten Formen.

Körperl.	2,1 —3,15	Ant. Gl.	I	0,085—0,097	Rhin. auf	
Körperbr.	0,98—1,45	Ant. Gl.	II	0,085—0,097		
V. Fl.	2,85—3,70	Ant. Gl.	III	0,350—0,500	III	10—17
Rüssel	0,68—0,90	Ant. Gl.	IV	0,140—0,180	IV	3—5
Ant.	1,00—1,35	Ant. Gl.	V	0,134—0,180	V	1—4 + 1
		Ant. Gl.	VI	0,188—0,225	VI	0—2 + 1

Sexuales, Erstlarve

Gelblich, langgestreckte Gestalt (Länge 0,65—0,80). Marg. Tub. auf dem P. Thor. und den Abd. Segm. 1—4 stets vorhanden, auf Segm. 7 gelegentlich, auf 5 und 6 oft fehlend. Nur Spitzborsten (Länge 0,035—0,07). Kopf mit etwa 20 Scheitelborsten. Thor. und Abd. Segm. mit nur je einer Borstenreihe, Thor. und Abd. Tergit 1—5 mit je 6 bis 10 Borsten, Tergit 6 und 7 mit 6 (4), Tergit 8 mit 6—8 langen (0,07) wimperartig angeordneten Borsten. Ant. 5-gl., mit zwei rundlichen prim. Rhin. Siphonen fehlen. Rüssel (Länge ca. 0,025) erreicht das 3. Coxenpaar.

Die Erstlarven beider Geschlechter sind einander sehr ähnlich, jedoch ist bei den männlichen Junglarven die Zahl der Tergitborsten in der Regel höher (Tergit 1—5 meist 10 Borsten) und die Körperfarbe etwas dunkler. Die beiden Geschlechter werden mit jeder Häutung unähnlicher.

Ad. amphigones Weibchen (ovipar)

Gelblich bis bräunlich, nur Kopf, P. Thor., Cauda und Genitalplatte stärker chitiniert. Tiere langgestreckt. (Körperl. ca. 1,20 bis 1,30, Breite

ca. 0,50) Marg. Tub. auf Tergit 1—4 deutlich, auf 7 gelegentlich, auf 5 und 6 öfters fehlend. Beborstung sehr spärlich und kurz. Ant. 5-gl., relativ kurz (0,4). Nur Triommatidien, keine Facettenaugen. Siphonen vorhanden.

Bei reifen Tieren schimmern die beiden (selten 1) Wintereier dunkel durch das Körperintegument.

Ad. Männchen

Infolge starker Chitinisierung der einzelnen Segmente erscheint der ganze Körper dunkelbraun. Zwerghafte, langgestreckte Tiere (Länge 0,85, Breite 0,3). Körperende ventralwärts eingekrümmt. Marg. Tub. wie beim Weibchen. Die Tiere sind mit zahlreichen Spitzborsten besetzt. Ant. 5-gl., relativ lang (0,4). Neben den Triommatidien auch gut entwickelte Facettenaugen. Siphonen fehlen.

Morphologische Unterschiede zwischen Populationen an verschiedenen Nebenwirten

Übertragungsversuche zeigten, daß die an *Dactylis*, *Agrostis*, *Holcus* und *Calamagrostis* lebenden Populationen — zumindest temporär als Nebenwirtsgenerationen — streng an den jeweiligen Wirt gebunden sind. Ein Vergleich dieser Populationen zeigt nun auch geringfügige morphologische Unterschiede (Tab. 1).

Tab. 1. Vergleich von Ad. Exules von *A. corni* von verschiedenen Nebenwirten

Nebenwirt	Körperlänge	Rüssellänge	Antennen	Rüssel der Erstlarve	Sklerotisierung
<i>Dactylis</i>	2,10 ± 0,14	0,78 ± 0,07	1,00 ± 0,06	0,66 ± 0,04	sehr schwach
<i>Agrostis</i>	2,24 ± 0,14	0,73 ± 0,07	0,97 ± 0,04	0,61 ± 0,04	sehr schwach
<i>Holcus</i>	2,47 ± 0,13	0,75 ± 0,04	1,16 ± 0,02	0,65 ± 0,04	mittelstark
<i>Calamagrostis</i> . .	2,66 ± 0,19	0,97 ± 0,04	1,10 ± 0,12	0,78 ± 0,08	mittelstark

Der Tabelle liegen die Mittelwerte und die Streuung von durchschnittlich je 10 aus mehreren Populationen wahllos herausgegriffenen Tieren zugrunde. Die Werte weisen, zusammen mit den Angaben über die Sklerotisierung des Abd., darauf hin, daß bei den Nebenwirtsgenerationen von *A. corni* mit der ernährungsphysiologischen Spezialisierung auf bestimmte Wirtsarten auch eine — allerdings schwache — morphologische Differenzierung (unterschiedliche Sklerotisierung und Größe, Verschiebung einzelner Proportionen) auftritt.

Biologie

Wirte und Wirtsbindung. Als Hauptwirt dient *Cornus sanguinea*. Migrationstest MORDVILKO 1907. (Es läßt sich zwar im Herbst beobachten, daß die Sexuparen ihre Nachkommenschaft auch auf *Cornus mas* und anderen *Cornus*-Arten absetzen, hier vermag sie sich aber nicht weiter zu entwickeln.) Als Nebenwirte wurden gefunden: *Dactylis glomerata* (28×); *Agrostis tenuis* (10×), *A. alba* (10×); *Holcus lanatus* (3×), *H. mollis* (2×); *Calamagrostis epigeios* (6×); *Brachypodium silvaticum* (2×), *B. pinnatum* (1×); *Cynosurus cristatus* (1×); *Sesleria coerulea* (2×); *Poa annua* (1×). Die Tiere saugten jeweils an den Wurzeln, nicht am Wurzelhals.

Übertragungsversuche wurden zwischen folgenden Wirten vorgenommen:

von <i>Dactylis glomerata</i>	auf <i>Poa pratensis</i>
von <i>Dactylis glomerata</i>	auf <i>Agrostis alba</i>
von <i>Agrostis tenuis</i>	auf <i>Dactylis glomerata</i>
von <i>Agrostis alba</i>	auf <i>Dactylis glomerata</i>
von <i>Holcus mollis</i>	auf <i>Dactylis glomerata</i>
von <i>Holcus mollis</i>	auf <i>Agrostis tenuis</i>
von <i>Holcus lanatus</i>	auf <i>Dactylis glomerata</i>
von <i>Holcus lanatus</i>	auf <i>Calamagrostis epigeios</i>
von <i>Calamagrostis epigeios</i>	auf <i>Dactylis glomerata</i>

In keinem Fall konnte eine Besiedlung der fremden Wirtsart erzwungen werden. Zur Kontrolle durchgeführte Übertragungen auf andere Individuen der gleichen Wirtsart gelangen immer. Die Übertragungsversuche wurden im Sommer durchgeführt, also durchweg mit Tieren, die schon seit ein paar Generationen an dem jeweiligen Wirt lebten. Daher kann die Frage, ob es sich bei dieser engen Bindung an bestimmte Nebenwirte um eine genotypisch verankerte Erscheinung handelt, oder ob eine jeweils im Verlauf der virginogenen Generationen neu eintretende Spezialisierung vorliegt, nicht beantwortet werden.

Holozyklus und Parazyklus. Der Umstand, daß *A. corni* im Gegensatz zu den Nachbararten erst vom Juni ab im Boden gefunden wurde und daß die im Herbst am Nebenwirt gefundenen Populationen sich ausnahmslos zu geflügelten Sexuparen entwickelten, weist auf eine weitgehend obligatorische Holozyklie hin. Ob diese Erscheinung regionale Gültigkeit besitzt und auch für Populationen an selten befallenen Wirtsarten (z. B. *Cynosurus*, *Sesleria* usw.) zutrifft, ist noch ungewiß. Trotzdem kann festgestellt werden, daß *A. corni*, ebenso wie *A. vagans*, durch die Stetigkeit ihres Wirtswechsels innerhalb der anderen hier untersuchten Wurzelaphidenarten, bei denen stark verbreitete oder vorherrschende Anholozyklie gefunden wurde, eine Sonderstellung einnimmt.

Jahreszyklus. Gegen Ende April treten in den Knospen der Blütendolden und auf den sich entwickelnden Blättern von *Cornus sanguinea* die aus den Wintereiern geschlüpften Fundatrixlarven auf. Etwa 12 Tage später wurden die ersten fundatrigenen Larven gefunden. Ob sich bereits aus der 1. fundatrigenen Generation geflügelte Tiere entwickeln können, ist ungewiß, da eine sichere Bestimmung der Tiere am Hauptwirt nicht möglich war. BOERNER (1952) gibt 2—3 fundatrigen Generationen an. Der Abflug der Emigranten zum Nebenwirt setzt Mitte Mai ein und zieht sich bis Ende Juni hin. Die übergewanderten Emigranten setzen sich an den Stengelteilen der als Nebenwirt dienenden Grasarten fest und werfen einige Larven, die dann in den Wurzelbereich abwandern. Da die Emigranten an den einzelnen Wirten jeweils nur einen Teil ihrer Nachkommenschaft absetzen, vermögen sie eine ganze Reihe von Kolonien zu gründen. Von Mitte bis Ende Juni wurden im Beobachtungsgebiet allenthalben diese an den Nebenwirten neu angelegten Kolonien angetroffen. Infolge der kurzen Dauer einer Generation (im Zuchtversuch begannen die Tiere 12 Tage nach ihrer Geburt ihrerseits mit dem Absetzen von Junglarven) nehmen die Populationen rasch an Umfang zu. Gegen Ende August wurden bereits Kolonien

mit über 200 Tieren angetroffen. Da in den einzelnen Kolonien geflügelte Tiere reichlich und jederzeit gebildet werden, ist auch eine rasche Verbreitung von den anfänglich besiedelten Wirten gewährleistet. Die 1. Sexuparen treten Ende August auf. Von diesem Zeitpunkt an wächst der Geflügeltenanteil von Generation zu Generation. Bereits im September wurden Populationen gefunden, deren Individuen nur noch aus Larven von Sexuparen bestanden. Der Höhepunkt des Abwanderns zum Hauptwirt liegt im Oktober. Vereinzelte Geflügelte und Nymphen (Sexupare), denen ein rechtzeitiger Überflug zum Hauptwirt nicht mehr gelang, wurden noch bis Anfang Dezember im Boden, meist in Ameisennestern, beobachtet. In einigen Fällen hatten diese Sexuparen ihre Nachkommenschaft im Boden abgesetzt. Jedoch konnten in keinem Fall Anzeichen für eine erfolgreiche Entwicklung der Sexuales am Nebenwirt gefunden werden. Von Mitte Dezember ab wurde *A. corni* im Boden nicht mehr angetroffen.

Vom September an setzen die Sexuparen auf den Blättern des Hartriegels männliche und weibliche Larven ab. Die Geschlechtstiere stellen Zwergformen mit abgekürzter Entwicklungsdauer dar. Die Männchen durchlaufen 2, die Weibchen 3 Larvalhäutungen. Von den Weibchen werden ab Mitte September 2 (selten 1) Wintereier abgelegt.

Beziehungen zu Ameisen. Die Zahl der Ameisenarten, die beim Besuch von *A. corni* beobachtet wurden, ist infolge der weiten ökologischen Valenz der Wurzellaus relativ groß:

Lasius niger (15×), *L. flavus* (5×), *L. alienus* (4×); *Myrmica laevinodis* (4×), *M. ruginodis* (1×); *Tetraneura caespitum* (2×); *Formica rufa* (nur einmal vereinzelte Tiere). Insgesamt wurden bei 45% der Populationen Ameisenbesuch festgestellt.

Parasiten und Räuber wurden nur in einem sehr kleinen Teil der Nebenwirtspopulationen gefunden. Sie traten meist gegen den Herbst hin auf. Dreimal wurden einzelne Syrphidenlarven (*Heringia maculipennis* Meigen und *Syrphus* spec.) festgestellt, zweimal erfolgte Parasitierung durch Aphidiiden (*Aphidius* spec.). In einem Fall waren 90% einer kurz vor dem Abwandern zum Hauptwirt stehenden Population durch *Aphidius* parasitiert.

Besiedelte Biotope. *A. corni* ist eine sehr euryoeke Art, die überall dort, wo ihre Wirtspflanzen gedeihen, angetroffen werden konnte. Sie ist häufig in Unkrautgesellschaften, Fettwiesen, Magerrasen und Steppenheidesellschaften (hier an *Sesleria*), wiederholt gefunden wurde sie in feuchten Wiesen (an *Holcus*), in der Silbergrasflur auf Sanddünen und in lichten Wäldern (hier an *Brachypodium*). Im Gebirge wurde die Art einmal in 900 m Meereshöhe in der montanen Mattenregion (Borstgrasgesellschaft) getroffen.

Fundorte: Mittelfränkisches Becken, Fränkischer Jura, Maingebiet, Pfälzer Bergland, südl. Schwarzwald, Hegau und Schwäbisch-Bayerische Hochebene.

Anoecia disculigera Boerner 1950

Untersuchtes Material: 6 Präparate der Sammlung BOERNER (Tiere vom Hauptwirt), 3 eigene Funde (Nebenwirt).

Die Diagnose dieser zur *A. corni*-Gruppe gehörenden Art lautet: „Von *A. corni* F. und *major* CB. durch geringe Größe (1,5—2,0 mm) und sehr große Marg. Tub. abweichend.

Jula der Virginogenien mit 20 Scheitelborsten, Spatelborsten an den Hinterleibsringen 7—3 (unregelmäßig auch 2 und 1). *Cornus sanguinea*, Sommerwirt nicht bekannt, Burgenland.“ BOERNER 1950.

Für Exules dieser Art halte ich an *Agrostis tenuis* (2×) und *Cynosurus cristatus* (1×) gefundene Anoecia-Populationen der corni-Gruppe, deren Junglarven Spatelborsten auf den Tergiten 7—3 (2,1) tragen. Eine sichere Abgrenzung dieser Form von *A. corni* ist jedoch erst möglich, wenn ein größeres Exulesmaterial vorliegt.

Tiere der fundatrigenen Serie

Die von BOERNER (1950) für die Hauptwirtsgenerationen angegebenen Merkmale erlauben keine Trennung von den entsprechenden Formen der *A. corni* usw. Diagnostischer Wert kommt allein der Angabe über die Beborstung virginogener Junglarven zu.

Die in der Sammlung BOERNER befindlichen Fundatrices tragen auf den Paratergiten 1—7 (auf 6 gelegentlich fehlend) Marg. Tub.; ihr Rücken ist nur spärlich beborstet oder fast kahl.

Die Ad. Emigranten (Sammlung BOERNER) besitzen Marg. Tub. auf den Paratergiten 1—7 (Durchmesser der Marg. Tub. 0,05—0,07).

Körperl.	1,7 —1,9	Ant. Gl.	I	0,072—0,080	Rhin. auf	
Körperbr.	0,78—0,88	Ant. Gl.	II	0,072		
Rüssel	0,55—0,59	Ant. Gl.	III	0,29 —0,300	III	8—10
Ant.	0,72—0,82	Ant. Gl.	IV	0,09 —0,10	IV	2—3
		Ant. Gl.	V	0,10 —0,11	V	1—2 + 1
		Ant. Gl.	VI	0,17 —0,18	VI	1 + 1

Ad. ungeflügelter Exul

Entspricht völlig der *A. corni*, jedoch finden sich die abd. Spatelborsten in der Regel auf den Tergiten 7—5, gelegentlich auch auf Tergit 4.

Körperl.	2,1 —2,35	Ant. Gl.	I	0,085—0,091	Rhin. auf	
Körperbr.	1,25—1,40	Ant. Gl.	II	0,073—0,091		
Rüssel	0,70—0,80	Ant. Gl.	III	0,300—0,350	III	0—7
Ant.	0,90—1,10	Ant. Gl.	IV	0,120—0,146	IV	3—4
		Ant. Gl.	V	0,140—0,151	V	1—3 + 1
		Ant. Gl.	VI	0,151—0,195	VI	0—2 + 1

Exul. Erstlarve

Farbe, Gestalt und Marg. Tub. wie bei *A. corni*. Körperlänge 0,85 bis 0,100. Der Rüssel (0,6—0,7) reicht bis zum 5. oder 6. Abd. Segm. Auf den Abd. Tergiten 4—7 (gelegentlich auch auf 3,2 und 1) sind die Borsten jeweils in einer Reihe angeordnet, auf den übrigen Segm. stehen sie unregelmäßig. Die mittleren Abd. Tergite besitzen 18—25 Borsten. Der Scheitel trägt 25—35 Borsten. Spatelborsten (Länge ca. 0,06) treten in der Regel auf den Tergiten 3—7, gelegentlich auch auf Tergit 2 auf.

Biologie

Wirte. BOERNER (1952) fand diese Art nur auf dem Hauptwirt *Cornus sanguinea*. Infolge der übereinstimmenden Beborstung bei den virginogenen Junglarven werden hier die an den Wurzeln von *Cynosurus cristatus* (1×) und *Agrostis tenuis* (2×) gefundenen virginogenen Populationen zu dieser Art gestellt.

Jahreszyklus usw. Es dürften ähnliche Verhältnisse wie bei der nahe verwandten *A. corni* vorliegen. Anholozykl. überwintende Tiere

wurden nicht gefunden. Bereits Ende August wurden zum Hauptwirt als wandernde Kolonien angetroffen. Bei 2 Populationen wurde Besuch durch *Lasius flavus* festgestellt. Beobachtungen über Räuber und Parasiten liegen nicht vor.

Besiedelte Biotope: Schuttunkrautgesellschaften, Magerrasen und Sanddünen.

Fundorte: Von BOERNER aus dem Burgenland beschrieben. Die eigene zu dieser Art gerechnete Material stammt aus dem Mittelfränkischen Becken.

Anoecia maior Boerner 1950

Syn.: ? *Schizoneura obscura* Walker 1852.

Untersuchtes Material: 6 Präparate der Sammlung BOERNER, 3 eigene Funde.

Ad. ungeflügelter Exul

Die Tiere stimmen morphologisch weitgehend mit *A. corni* überein. Sie sind jedoch durchschnittlich etwas größer als diese Art, sie tragen auf den Abd. Tergiten 7 und 6 nur selten, auf Tergit 5 nie Spatelborsten. Die Ad. unterscheiden sich von *A. corni* durch den deutlich längeren, meist das 2. Abd. Segm. erreichenden Rüssel.

Körperl.	2,2 —3,0	Ant. Gl.	I	0,085—0,091	Rhin. auf	
Körperbr.	1,2 —1,8	Ant. Gl.	II	0,085—0,103		
Rüssel	1,00—1,3	Ant. Gl.	III	0,390—0,450	III	1—5
Ant.	1,10—1,20	Ant. Gl.	IV	0,140—0,170	IV	2—4
Index:		Ant. Gl.	V	0,146—0,176	V	1—4 +
Rüsselgl. 2—4 zu		Ant. Gl.	VI	0,190—0,237	VI	0—1 +
Ant. Gl. VI	4,3—4,7					
(BOERNER, brieflich = 4,0—4,8)						

Exul, Erstlarve

Farbe, Gestalt, Marg. Tub. und Ant. wie bei *A. corni*, jedoch sind die Tiere etwas größer als diese Art. Körperl. 1,1—1,2. Spatelborsten nur auf den Tergiten 7 oder 6, oft völlig durch Spitzborsten ersetzt. Der lange (0,87—1,03) Rüssel erreicht oder überragt das Abd. Ende.

Ad. geflügelter Exul (sexupar)

(Nur 2 Tiere aus der Sammlung BOERNER.) Die Geflügelten entsprechen in allen Merkmalen der *A. corni*.

Körperl.	2,3—2,6	Ant. Gl.	I	0,080—0,090	Rhin. auf	
Körperbr.	1,1—1,3	Ant. Gl.	II	0,080—0,090		
Rüssel	1,0—1,1	Ant. Gl.	III	0,460—0,480	III	13—17
Ant.	1,1—1,2	Ant. Gl.	IV	0,150—0,160	IV	3—5
		Ant. Gl.	V	0,160—0,180	V	1—3 + 1
		Ant. Gl.	VI	0,220—0,230	VI	0—1 + 1

Biologie

Wirte. Hauptwirt: *Cornus sanguinea* (Migrationstest BOERNER 1948). Als Nebenwirt wurde *Phalaris arundinaceae* (unterirdische Sprossen und Wurzeln) gefunden. BOERNER gibt ferner noch *Brachypodium pinnatum*

an. Eine Übertragung auf *Agrostis* und *Dactylis* (Wirt der Nachbarart *A. corni*) gelang nicht.

Jahreszyklus usw. Nach BOERNER (1952) liegen 2—3 fundatrigene Generationen vor. Hinweise auf eine anholozyklisch erfolgende Überwinterung wurden im Beobachtungsgebiet nicht gefunden. Ameisenbesuch wurde bei den 3 beobachteten Populationen nicht festgestellt, dagegen wurde einmal eine räuberisch lebende Syrphidenlarve (Subf. *Syrphinae*) angetroffen.

Besiedelte Biotope: Ackerunkrautgesellschaften und feuchte Wiesen.

Fundorte. Von BOERNER aus dem Naumburger Gebiet beschrieben, die eigenen Funde aus dem Mittelfränkischen Becken.

Anoecia haupti Boerner 1950

Untersuchtes Material: 4 Präparate der Sammlung BOERNER, 4 eigene Funde.

Ad. ungeflügelter Exul

Die Tiere unterscheiden sich von *A. corni*, der sie morphologisch sonst fast völlig gleichen, durch das Fehlen der Marg. Tub. auf den Paratergiten der Abd. Segm. 5 und 6. Die Tergite der Abd. Segm. 3—5 (selten auch 6) sind meist zu einer einheitlichen Diskoidalplatte verschmolzen, gelegentlich sind die segmentalen Nähte noch angedeutet. Es sind nur Spitzborsten (Länge 0,045—0,11) vorhanden, auf den Tergiten 7 und 8 sind sie je in einer Reihe, sonst aber unregelmäßig angeordnet. Augen meist groß (ca. 120 Ommatidien).

Körperl.	2,20—2,55	Ant. Gl. I	0,076—0,091	Rhin. auf	
Körperbr.	1,30—1,65	Ant. Gl. II	0,076—0,091		
Rüssel	0,55—0,91	Ant. Gl. III	0,296—0,395	III	1—6
Ant.	0,88—1,00	Ant. Gl. IV	0,128—0,154	IV	2—4
		Ant. Gl. V	0,128—0,159	V	1—3 + 1
		Ant. Gl. VI	0,167—0,208	VI	0—2 + 1

Exul, Erstlarve

Körper blaßgrünlich, langgestreckt (Länge 0,98—1,10). Marg. Tub. fehlen auf den Segm. 5 und 6. Borsten auf den Abd. Tergiten 8—5 (4) jeweils in einer Reihe stehend, auf den übrigen Tergiten unregelmäßig. Auf den Tergiten 7—5 Spatelborsten, sonst nur Spitzborsten. Rüssel (0,57 bis 0,73) bis zur Abd. Mitte reichend.

Ad. geflügelter Exul

Marg. Tub. fehlen auf den Tergiten 5—6. Diskoidalplatte mit vereinzelten kurzen Spitzborsten. Sonst wie das entsprechende Stadium von *A. corni*.

Körperl.	2,70	Ant. Gl. I	0,083	Rhin. auf	
Körperbr.	0,85	Ant. Gl. II	0,083		
Rüssel	0,96	Ant. Gl. III	0,340	III	10—11
Ant.	0,99	Ant. Gl. IV	0,144	IV	3—4
		Ant. Gl. V	0,150	V	3—4 + 1
		Ant. Gl. VI	0,220	VI	1—3 + 1

Biologie

Wirt e. Als Hauptwirt dient *Cornus sanguinea* (Migrationstest BOERNER 1948). Als Nebenwirt fand BOERNER *Bromus*, *Eragrostis minor* und *Poa annua*. Das eigene Material wurde nur an Wurzeln von *Bromus inermis* (2×) und *B. mollis* (2×) angetroffen.

Jahreszyklus usw. Hinweise auf anholozykl. Überwinterung wurden im Beobachtungsgebiet nicht gefunden. Ameisenbesuch sowie Parasiten und Räuber wurden bei den 4 gesammelten Populationen nicht festgestellt.

Besiedelte Biotope. Je 2 Funde aus Schuttunkrautgesellschaften, Magerrasen (an *Bromus mollis*) und aus Steppenrasen (hier *Bromus inermis*).

Fundorte: Von BOERNER aus dem Naumburger Gebiet beschrieben, eigene Funde aus dem Mittelfränkischen Becken und aus dem Fränkischen Jura.

Anoecia nemoralis Boerner 1950

Untersuchtes Material: 4 Präparate der Sammlung BOERNER, 69 eigene Funde.

Ad. ungeflügelter Exul

Dorsalseite des Körpers olivgrün, bräunlichgrün oder bräunlich-schwarz. Abd. Tergite 3—6 zu einer starren schwarzbraunen Platte (= Discoidalplatte) verschmolzen, die übrigen, segm. getrennten Tergite bilden breite dunkle Querstreifen, die sich über die ganze Dorsalseite hinziehen. Gelegentlich sind einzelne Chitinplatten in unregelmäßige Sklerfelder aufgelöst. Ventralseite des Körpers weißlichgrau bis hell graugrün, leicht mit Wachspuder bestäubt. Körper abgeflacht, Umriß oval. Rundflache Marg. Tub. (Durchmesser schwankend, im Mittel 0,05) an den Seiten des P. Thor. und auf den Paratergiten der Abd. Segm. 1—4 und 7. Auf den Segmenten 5 und 6 fehlen die Marg. Tub. stets. Borsten (Länge 0,06—0,1) auf Kopf, Thor. und den Tergiten 1—2 dicht und ungeordnet auf den Tergiten 3—8 jeweils in einer lockeren Querreihe. Die Größe und Anordnung der Spatelborsten unterliegt starken individuellen und jahreszeitlichen Schwankungen. Die von August bis Oktober gesammelten Tiere (Sommerform) mit Spatelborsten auf den Abd. Tergiten 1—7 und auf dem Mt. Thor. Auf den Tergiten 7 (6) und 1—3 sind die Spatelborsten deutlich ausgebildet (Länge 0,05—0,07), während sie auf der dazwischen liegenden Diskoidalplatte stark reduziert (Länge ca. 0,015) oder völlig unterdrückt sind. Gelegentlich werden Tiere gefunden, die auf dem ganzen Abd. nur gut entwickelte Spatelborsten tragen. Die Winterform (Sammelzeit November bis Febr.), die nur auf den Tergiten 7—3 (2) Spatelborsten besitzt, zeugt in der Regel auch auf der Diskoidalplatte gut entwickelte Spatelborsten. Gegen den Thor. hin sind die Tergite immer reichhaltiger mit Borsten ausgestattet, gleichzeitig steigt der Anteil an Spitzborsten. Ant., Rüssel, Sippen und Analregion wie bei *A. corni*.

Körperl.	1,6 —2,3	Ant. Gl.	I	0,067—0,091	Rhin. auf
Körperbr.	0,9 —1,4	Ant. Gl.	II	0,067—0,085	
Rüssel	0,63—0,75	Ant. Gl.	III	0,224—0,345	III 0—1

Ant.	0,74—1,0	Ant. Gl. IV	0,091—0,150	IV	0—3
		Ant. Gl. V	0,120—0,150	V	0—2 (3) + 1
		Ant. Gl. VI	0,150—0,200	VI	0—2 + 1

Exul, Erstlarve

Blaß gelblichgrün, langgestreckt (Länge 0,60—0,70). Marg. Tub. auf P. Thor. und den Segm. 1—4 und 7. Auf den Tergiten 7—3 (selten 2) sind die Borsten je in einer Reihe angeordnet. Auf den übrigen Tergiten dichte Beborstung. Anordnung der Spatelborsten sehr variabel. Es finden sich oft in einer Population alle Übergänge zwischen Tieren mit Spatelborsten auf dem Abd., dem Thor. und dem Kopf, und anderen, die nur Spitzborsten besitzen. Länge der Spatelborsten: 0,04—0,06. Rüssel (0,35—0,45) bis zur Abd.-Mitte reichend.

Geflügelter Exul (virginopar)

Unterscheidet sich von den *A. corni*-Geflügelten durch das Fehlen der Marg. Tub. auf den Abd. Segm. 5 und 6. Auf Tergit 2 oder 6 gelegentlich kurze Spatelborsten, sonst nur Spitzborsten. Diskoidalplatte fast völlig kahl.

Körperl.	2,2 —2,5	Ant. Gl. I	0,061—0,099	Rhin. auf	
Körperbr.	0,90—1,20	Ant. Gl. II	0,061—0,091		
V. fl.	2,2 —3,0	Ant. Gl. III	0,312—0,373	III	7—10
Rüssel	0,53—0,90	Ant. Gl. IV	0,115—0,160	IV	2—4
Ant.	0,92—1,08	Ant. Gl. V	0,130—0,160	V	1—3 + 1
		Ant. Gl. VI	0,180—0,215	VI	0—2 + 1

Sexuales, Erstlarven

Länge 0,76—0,82. Rüssel 0,26—0,32. Entsprechen morphologisch der betreffenden Form von *A. corni*.

Zum Saisondimorphismus der Art

Im Gegensatz zu den übrigen, vorwiegend holozykl. *Anoecia*-Arten zeigt die weitgehend anholozykl. *Anoecia nemoralis* eine jahreszeitlich bestimmte morphologische Variabilität. Die „Sommerform“ ist durch einen teilweisen Ersatz der Spitzborsten auf dem Mt. Thor. durch Spatelborsten und durch eine Reduktion der Spatelborsten auf der Diskoidalplatte gekennzeichnet. Demgegenüber ist die Beborstung der „Winterform“ (Spatelborsten nur auf den Abdominaltergiten 7—3 (2), Borsten auf der Diskoidalplatte noch gut entwickelt) weniger stark vom bei *Anoecia* vorliegenden Grundtyp abgewandelt.

Biologie

Wirtspflanzen und Wirtsbindung. Hauptwirt ist *Cornus sanguinea*. Als Nebenwirte wurden gefunden: *Poa pratensis* (33 ×), *P. nemoralis* (2 ×), *P. trivialis* (1 ×), *P. chaixi* (1 ×); *Arrhenatherum elatius* (5 ×); *Phleum pratense* (5 ×); *Festuca rubra* (2 ×), *F. ovina* (1 ×); *Agropyrum repens* (1 ×); *Alopecurus geniculatus* (1 ×); *Bromus erectus* (1 ×); *Deschampsia caespitosa* (1 ×); *Sieglingia decumbens* (1 ×). Die Tiere saugten vorwiegend an unterirdischen Ausläufern, oft auch an den Wurzeln. Um die Bindung an den jeweiligen Wirt des Wirtskreises zu prüfen, wurden

folgende Übertragungsversuche vorgenommen: (— = Ergebnis negativ, + = Übertragung gelungen. (+) = Tiere saugten anfänglich, starben aber nach 10—14 Tagen ab.)

Von <i>Poa pratensis</i>	auf <i>Poa annua</i>	+
Von <i>Poa pratensis</i>	auf <i>Agrostis tenuis</i>	(+)
Von <i>Poa pratensis</i>	auf <i>Lolium perenne</i>	(+)
Von <i>Poa pratensis</i>	auf <i>Arrhenatherum elatius</i>	(+)
Von <i>Poa pratensis</i>	auf <i>Brachypodium pinnatum</i>	—
Von <i>Poa pratensis</i>	auf <i>Agropyrum repens</i>	—
Von <i>Poa pratensis</i>	auf <i>Dactylis glomerata</i>	—
Von <i>Arrhenatherum elatius</i>	auf <i>Brachypodium pinnatum</i>	(+)
Von <i>Arrhenatherum elatius</i>	auf <i>Brachypodium pinnatum</i>	—
Von <i>Phleum pratense</i>	auf <i>Poa pratensis</i>	—

(8 Kontrollübertragungen auf andere Individuen der gleichen Wirtsart verliefen jeweils positiv.)

Ergänzt werden diese Versuche durch Beobachtungen über das Verhalten gegenüber *Poa nemoralis* im Freiland. Im Naumburger Gebiet ist nach BOERNER (1952) *A. nemoralis* an *Poa nemoralis* „nicht selten“ (wird an *P. pratensis* nicht erwähnt). Im Beobachtungsgebiet in Erlangen war *A. nemoralis* an *Poa pratensis* häufig, wurde aber an *Poa nemoralis* — selbst dort, wo diese in unmittelbarer Nachbarschaft vorkommt — nicht gefunden. Dagegen konnte die Art im Schwarzwald mehrmals an *Poa nemoralis* und auch an *Poa pratensis* gesammelt werden.

Aus den Ergebnissen der Übertragungsversuche kann gefolgert werden, daß die Bindung an einzelne Wirte gelegentlich nicht so streng ist wie bei *Anoecia corni*, daß aber im allgemeinen die Populationen dennoch eine beachtliche Spezialisierung zeigen. Da im Beobachtungsgebiet der überwiegende Teil der Populationen anholozykl. lebt, kann angenommen werden, daß — ähnlich wie dies für *Forda marginata* Koch vermutet wird — auch bei *Anoecia nemoralis* Ansätze zur Bildung von Wirtsrassen vorliegen. Dabei scheinen, wie der unterschiedliche Befall von *Poa nemoralis* und *P. pratensis* zeigt, regionale Verschiedenheiten im Verhalten gegenüber einzelnen Wirten vorzuliegen.

Holozyklus und Parazyklus. Von 35 während der Zeit des herbstlichen Überflugs zum Hauptwirt untersuchten Populationen besaßen nur 7 sexupare Geflügelte (zum Teil nur vereinzelt), während in den restlichen 28 Kolonien entweder virginopare Geflügelte oder nur flügellose Exules angetroffen wurden. Übereinstimmend damit entsprachen in dem Untersuchungsgebiet von rund 200 am Hauptwirt gesammelten Sexuparen nur 8 (= 3,5%) morphologisch der *A. nemoralis*, während die Exules dieser Art mengenmäßig etwa 25% aller an Nebenwirten gefundenen *Anoecia*-Populationen stellen. *A. nemoralis* wurde auch im Winter häufig gefunden. Eine Erhöhung der Populationsdichte im Frühsommer, zur Zeit des Überflugs vom Hauptwirt zum Nebenwirt, konnte nicht festgestellt werden.

Jahreszyklus. Über die Hauptwirtsgenerationen dieser vorwiegend anholozyklischen Art liegen keine Beobachtungen vor. Die Überwinterung der Exules erfolgt sowohl als ad. Tier wie als Larve hauptsächlich in Ameisenhaufen. Im April setzt das Auswandern aus den Winterquartieren ein. Vom Mai bis Oktober wurden die Kolonien nur außerhalb von Ameisenhaufen gefunden. Vom Juni an entwickelt sich in den Kolonien ein großer Teil der Tiere zu virginoparen Geflügelten. Mit bis zu 80 Tiere

erreichen die Populationen im September ihren größten Umfang. Im Zuchtversuch setzten zu dieser Zeit die Virgines 12—14 Tage nach ihrer Geburt ihrerseits die ersten Jungtiere ab.

Ende September bis Ende November traten vereinzelt Sexupare auf. Ein vollständiges Abwandern zum Hauptwirt wurde — im Gegensatz zu *Anoecia corni* und *A. vagans* — nur bei etwa 15% der zu diesem Zeitpunkt untersuchten Populationen beobachtet. Bis in den November hinein wurden noch virginopare Geflügelte gefunden, eine Erscheinung, die als teilweiser Ersatz der Sexuparen durch diese Form gedeutet werden kann. Im Oktober erscheint, zunächst noch neben der „Sommerform“, die „Winterform“ der Exules. Von Ende Oktober an werden die Exules wieder in Ameisennestern — zunächst noch an Wurzeln, später meist in besonderen Aphidenställen — angetroffen. Jedoch vermögen einzelne Populationen auch frei im Erdreich zu überwintern. Selbst in 20 cm tief durchfrorenem Boden (Mitte Februar) wurden Exules gefunden, die ihre Stechborsten in Graswurzeln eingebohrt hatten.

Beziehungen zu Ameisen. Beim Besuch oder der Pflege von *A. nemoralis* wurden folgende Ameisenarten beobachtet: *Lasius flavus* (24×), *L. niger* (11×), *L. mixtus* (2×); *Tetramorium caespitum* (2×); *Formica pratensis* (1×). Von insgesamt 69 Populationen wurden 40 (= 58%) zusammen mit Ameisen gefunden. Über 80% der beobachteten Populationen überwinterte in Ameisenhaufen. (*Lasius flavus*, gelegentlich *L. mixtus*).

Ursache für dieses, im Vergleich zu anderen *Anoecia*-Arten stark ausgeprägte formicophile Verhalten dürfte die weitgehend anholozyklische Lebensweise dieser Art sein.

Einmal wurde die formicophile Assel *Platyarthrus hoffmannseggii* Brandt bei den Wurzelläusen angetroffen.

Räuber und Parasiten. Es wurden lediglich bei 2 Populationen schmarotzende Syrphidenlarven (Subf. *Syrphinae*) angetroffen.

Besiedelte Biotope. Die Art ist etwas weniger eurytop als *A. corni*. In Gebirgslagen, in sehr trockenheißen und in feuchtschattigen Biotopen wurde sie nicht gefunden. Die Tiere waren häufig in Unkrautgesellschaften aller Art, in Fettwiesen und in Magerrasen. In Steppenheidesellschaften (hier an *Bromus erectus*) wurde die Art nur vereinzelt gefunden.

Fundorte: Von BOERNER aus Naumburg beschrieben. Eigene Funde aus dem Mittelfränkischen Becken, dem Fränkischen Jura, dem Maingebiet, dem Pfälzer Bergland, dem Oberrheingebiet, dem Hegau, der Schwäbisch-Bayerischen Hochebene und aus dem oberen Inntal.

Anoecia furcata Boerner 1950

Syn.: ? *Forda furcata* Theobald 1913.

Untersuchtes Material: 3 Präparate der Sammlung BOERNER, 6 eigene Funde.

BOERNER beschreibt seine *A. furcata* von *Deschampsia*, während das eigene Material nur an *Bromus* gefunden wurde. Morphologisch gleichen sich die Tiere von *Deschampsia* und *Bromus* völlig. Die Frage, ob eine Trennung dieser Art von *A. nemoralis* berechtigt ist, kann erst entschieden werden, wenn weitere Beobachtungen vorliegen.

Ad. Exul

Unterscheidet sich von *A. nemoralis*, der die Tiere sonst völlig gleichen, dadurch, daß neben Spitzborsten zahlreiche kurze (0,04) Spatelborsten auf allen Abd. Tergiten, auf dem Thor. und Kopf und öfters auch auf den Ant. und Beinen vorkommen.

Körperl.	1,4—2,4	Ant. Gl.	I	0,071—0,091	Rhin. auf	
Körperbr.	0,8—1,4	Ant. Gl.	II	0,071—0,091		
Rüssel	0,5—0,86	Ant. Gl.	III	0,21 —0,280	III	0—1
Ant.	0,7—0,86	Ant. Gl.	IV	0,090—0,107	IV	2
		Ant. Gl.	V	0,105—0,122	V	0—1 + 1
		Ant. Gl.	VI	0,160—0,190	VI	0—2 + 1

Exul, Erstlarve

Entspricht der Erstlarve von *A. nemoralis*. Mit Spatelborsten auf dem Abd., dem Thor. und dem Kopf, oft auch auf den Ant. und den Extremitäten.

Geflügelter Exul (Nymphe)

Mit Spatelborsten (0,045—0,072) auf dem Abd., dem Thor. und dem Kopf, spärlicher auch auf Ant. und Beinen. Spatelborsten auf der Abd. Mitte sehr klein oder fehlend, an den Abd. Seiten lang.

Ad. geflügelter Exul (virginopar)

Gleicht den Geflügelten von *A. nemoralis*.

Körperl.	2,30—2,55	Ant. Gl.	I	0,076—0,084	Rhin. auf	
Körperbr.	1,10—1,25	Ant. Gl.	II	0,076—0,084		
V. Fl.	2,60—3,10	Ant. Gl.	III	0,304—0,327	III	7—10
Rüssel	0,57—0,70	Ant. Gl.	IV	0,114—0,145	IV	3
Ant.	0,88—1,15	Ant. Gl.	V	0,129—0,145	V	2 + 1
		Ant. Gl.	VI	0,183—0,196	VI	0—1 + 1

Sexuales (Erstlarven)

Abd. mit 6 Längsreihen mittellanger (0,045—0,072) an der Spitze oft spatelförmig verbreiteter Borsten.

Biologie

Wirte. Hauptwirt ist *Cornus sanguinea*. BOERNER (1952) fand als Nebenwirt *Deschampsia flexuosa* und *caespitosa*. Die eigenen Funde stammen von Wurzeln von *Bromus erectus* (2×) und *B. mollis* (2×).

Holozyklus und Parazyklus. Da im Herbst zum Hauptwirt abwandernden Kolonien und zu Winterbeginn auch Tiere in Ameisenhaufen angetroffen wurden, scheint neben der Holozyklie auch die Möglichkeit zur anholozykl. Überwinterung gegeben zu sein.

Jahreszyklus. Sexupare wurden im September und Oktober gefunden. Ende November wurden Tiere jeden Alters in einem Ameisenhaufen (*Lasius flavus*) in „Aphidenkammern“ angetroffen. Somit scheinen ähnliche Verhältnisse wie bei *A. nemoralis* vorzuliegen.

Beziehungen zu Ameisen. Zweimal wurde Besuch durch *Tetramorium caespitum* festgestellt, einmal Überwinterung im Nest von *Lasius flavus*. 3 Populationen wurden ohne Ameisen angetroffen.

Parasiten und Räuber wurden nicht beobachtet.

Besiedelte Biotope. Je 2 Funde aus Steppenheidegesellschaften (hier an *Bromus erectus*) aus Schuttunkrautgesellschaften und aus Magerrasen.

Fundorte: Aus Mitteleuropa war die Art bisher nur aus Aschaffenburg (BOERNER) und aus dem Riesengebirge (JESCHKE) bekannt. Eigene Funde aus dem Mittelfränkischen Becken, dem Fränkischen Jura und der Oberrheinischen Tiefebene (Kaiserstuhl).

Sub. Gen. *Subanoecia* Boerner 1952

Typ. auct.: *Anoecia vagans* Koch.

Diagnose: Fundatrigenie Geflügelte ohne Discoidalplatte.

Anoecia (*Subanoecia*) *vagans* Koch 1856

Syn.: *Anoecia corni* Koch 1856, non Fabricius 1775; *Anoecia willcocksi* Theobald 1915; *Anoecia viridis* Börner und Blunk 1916; *Colopha rossica* Cholodkowski 1897; *Schizoneura cerealium* Szanislo 1880; ? *Schizoneura graminis* Del Guercio 1895; ? *Schizoneura venusta* Passerini 1860.

Untersuchtes Material: 1 Präparat der Sammlung BOERNER, 34 eigene Funde.

Ad. geflügelte Fundatrigenie

Abd. weichhäutig, ohne Discoidalplatte. Gelegentlich statt dessen kleine unzusammenhängende Skleritplättchen. Marg. Tub. auf P. Thor. und auf den Paratergiten der Abd. Segm. 1—7. Die Tergite 1—7 mit je in einer Reihe angeordneten sehr kleinen (0,007—0,15), oft spatelförmig verbreiteten Borsten. Ant. Gl. VI stets ohne sek. Rhin. Sonst wie *A. corni*.

Körperl.	2,30—2,80	Ant. Gl. I	0,076—0,084	Rhin. auf:	
Körperbr.	1,00—1,15	Ant. Gl. II	0,069—0,084		
V. fl.	2,60—2,90	Ant. Gl. III	0,258—0,280	III	6—10
Rüssel	0,73—0,81	Ant. Gl. IV	0,105—0,130	IV	1—3
Ant.	0,83—0,86	Ant. Gl. V	0,120—0,130	V	0—2 + 1
		Ant. Gl. VI	0,165—0,175	VI	0 + 1

Ad. ungeflügelter Exul

Farbe, Chitinisierung, Augen, Ant., Siphonen und Analregion wie bei *A. corni*. Marg. Tub. auf P. Thor. und auf den Paratergiten der Abd. Segm. 1—7, gelegentlich auf 5 oder 6 fehlend. Dist. Rand des Tergit 8 mit langen wimperartig stehenden Spitzborsten. Auf Tergit 4—8 stehen die Borsten jeweils in einer Reihe, von Tergit 3 bis zum Kopf hin sind sie unregelmäßig angeordnet. Auf Tergit 7 kurze (0,03) Spatelborsten. Noch kürzere Spatenborsten auf Tergit 6 (0,015). Tergit 4 und 5 nahezu kahl erscheinend. Spatelborsten hier nur 0,009—0,011. Von Tergit 3 an treten neben den Spatelborsten auch Spitzborsten auf, sie werden gegen den Kopf zu immer häufiger. Auf dem Kopf nur noch vereinzelte Spatelborsten. Beborstung auf der vorderen Abd. Region und dem Thor. noch kurz, auf dem Kopf wieder

lang. (0,07—0,09), Körperseiten (Paratergite) auf den Abd. Segm. 4—7 mit kräftigen, etwas gebogenen langen Spatelborsten (0,03—0,06). Namentlich die flach kegelförmigen Siphonen sind mit solchen besetzt.

Körperl.	2,10—2,70	Ant. Gl.	I	0,068—0,099	Rhin. auf:
Körperbr.	1,35—1,95	Ant. Gl.	II	0,076—0,091	
Rüssel	0,68—1,02	Ant. Gl.	III	0,234—0,365	III 0—5
Ant.	0,81—1,00	Ant. Gl.	IV	0,119—0,137	IV 1—3
		Ant. Gl.	V	0,114—0,145	V 0 (1) + 1
		Ant. Gl.	VI	0,167—0,190	VI 0 + 1

Exul. Erstlarve

Grünlichgelb, langgestreckt, (Länge 0,94—1,17). Auf Tergit 7 kurze Spatelborsten (0,03—0,04), Spatelborsten auf Tergit 1—6 winzig (0,007—0,015), oft kaum erkennbar, manchmal ausfallend. Die Borsten auf dem Abd. und Mt. Thor. einreihig, auf Ms. und P. Thor. ebenfalls spärlich, aber nicht mehr deutlich gereiht. Kopf mit etwas zahlreicheren und längeren Borsten (0,02—0,05). Gegen den Kopf zu werden die Spatelborsten größtenteils durch Spitzborsten ersetzt. Einzelne Spatelborsten noch auf dem Kopf, gelegentlich sogar auf den Ant. und Beinen. Die Paratergite der Abd. Segm. 7—2 mit je 1—3 langen Spatelborsten (0,025—0,07), die Paratergite 1 und 2 und die Thor. Seiten vorwiegend mit langen Spitzborsten. Rüssel (Länge 0,72—0,80) bis zur Abd. Mitte reichend.

Ad. geflügelter Exul (virginopar)

Während die Nymphe noch auf den Paratergiten und Siphonen Spatelborsten besitzt, finden sich diese beim Ad. nur in einer Reihe angeordnet auf Tergit 7. Die Geflügelten unterscheiden sich von *A. corni* durch das Fehlen sek. Rhin. auf dem letzten Ant. Gl.

Körperl.	2,10—2,50	Ant. Gl.	I	0,076—0,090	Rhin. auf:
Körperbr.	1,05—1,40	Ant. Gl.	II	0,076—0,084	
V. Fl.	2,6 —2,90	Ant. Gl.	III	0,310—0,350	III 6—10
Rüssel	0,80—0,90	Ant. Gl.	IV	0,107—0,130	IV 1—3
Ant.	0,86—0,94	Ant. Gl.	V	0,114—0,130	V 0—1 + 1
		Ant. Gl.	VI	0,167—0,180	VI 0 + 1

Ad. geflügelter Exul (sexupar)

Unterscheidet sich von der virginoparen Form durch Größe und höhere Rhinarienzahlen.

Körperl.	2,50—3,90	Ant. Gl.	I	0,076—0,090	Rhin. auf:
Körperbr.	1,15—1,55	Ant. Gl.	II	0,076—0,090	
V. Fl.	2,85—3,90	Ant. Gl.	III	0,357—0,450	III 10—13
Rüssel	0,83—0,99	Ant. Gl.	IV	0,122—0,167	IV 2—4
Ant.	0,93—1,24	Ant. Gl.	V	0,122—0,167	V 1—2 + 1
		Ant. Gl.	VI	0,190—0,228	VI 0 + 1

Sexuales (Embryonen)

Körperl. 0,73—0,87. Rüssellänge 0,18—0,26. Nur mit Spitzborsten, diese auf dem Abd. Rücken in 8—10 Längsreihen.

Biologie

Wirte und Wirtsbindung. Hauptwirt ist *Cornus sanguinea*. Migrationstest BOERNER 1948. Als Nebenwirt wurden gefunden: *Agropyrum repens* (25×); *Hordeum murinum* (4×); *H. sativum* (4×); *Arrhenatherum elatius* (1×); *Triticum sativum* (3×) BOERNER (1952) erwähnt ferner noch *Eragrostis minor* als Nebenwirt. Die Tiere saugten bevorzugt an unterirdischen Ausläufern, aber auch an Wurzeln. Eine engere Bindung an einzelne Wirtsarten des Wirtskreises konnte nicht festgestellt werden. Die durchgeführten Übertragungsversuche verliefen positiv.

Anholozyklus und Parazyklus. Im Winter und Frühjahr wurden keine virginogenen Kolonien gefunden. Alle im Herbst beobachteten Populationen wanderten geschlossen zum Hauptwirt ab. Daraus kann gefolgert werden, daß bei *A. vagans* eine anholozyklische Überwinterung in der Regel nicht vorkommt.

Jahreszyklus. Phaenologisch entsprechen die Hauptwirtsgenerationen denen von *A. corni*. Übereinstimmend mit BOERNERS Angaben wurde — im Gegensatz zu *A. corni* — nur eine fundatrigena Generation gefunden. Eine im Labor durchgeführte Übertragung von geflügelten Emigranten auf den Nebenwirt ergab bis Anfang Juli 3 virginogene Generationen. Im Freiland konnte Ende Juni die Bildung neuer Nebenwirtsgenerationen durch die Emigranten mehrfach beobachtet werden. Wie bei *A. corni* können durch einen einzelnen Emigranten mehrere Koloniegründungen erfolgen. Im Freiland traten virginopare Geflügelte schon in der 1. Nebenwirtsgeneration auf. Sie wurden den ganzen Sommer über häufig angetroffen.

Bereits Ende Juli erreichten mit teilweise über 100 Tieren die Populationen ihren größten Umfang. Im September wurden in den Kolonien die ersten Sexuparen gefunden. Im Oktober entwickelten sich überall nur noch Sexupare. Vom November an wurden im Boden keine Exules mehr beobachtet. Der Überflug zum Hauptwirt, das Absetzen von Männchen und Weibchen, Begattung und Eiablage erfolgt wie bei *A. corni*.

Beziehungen zu Ameisen. Die Art wurde mit folgenden Ameisen zusammen angetroffen: *Lasius niger* (2×), *L. flavus* (1×); *Myrmica ruginodis* (1×); damit wurde nur bei rund 10% der beobachteten Populationen Ameisenbesuch festgestellt. Diese außerordentlich schwach ausgebildete Formicophilie dürfte durch das Vorherrschen des Holozyklus mitbedingt sein.

Einmal wurde beobachtet, daß *Lasius niger* die Flügel virginoparer Tiere, die sich kurz zuvor an dem neuen Nebenwirt festgesetzt hatten, abbiß. Eine Wiederholung dieses Vorgangs im Labor gelang jedoch nicht.

Räuber und Parasiten. Bei 2 Populationen wurde Parasitierung durch Aphidiiden (*Aphidius* spec.) festgestellt. Es waren jeweils nur einzelne Tiere befallen.

Besiedelte Biotope. Die Art war häufig in Unkrautgesellschaften, in Getreidefeldern, Fettwiesen, Magerrasen und Trockenrasen. Vereinzelte Funde aus der Silbergrasflur (Sanddünen).

Fundorte. Mittelfränkische Becken, Fränkischer Jura, Maingebiet, Pfälzer Wald, Oberrheingebiet.



Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen

Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender
Aphiden (*Homoptera, Aphidoidea*)
(*Anoeciinae, Tetraneurini, Pemphigini* und *Fordinae*)

Teil II *Tetraneurini* und *Pemphigini*

Von HELMUT ZWÖLFER, München

European Laboratory of the Commonwealth Institute of Biological Control

Inhalt: III. Systematischer Teil (Fortsetzung): Fam. *Pemphigidae*, Diagnose, Übersicht und Schlüssel für die Tribus. — Tribus *Tetraneurini*, Diagnose und Übersicht. — Zur Phylogenie der *Tetraneurini*. — Bestimmungsschlüssel. — Beschreibungen der Gattungen und Arten. — Tribus *Pemphigini*, Diagnose und Übersicht. — Zur Phylogenie der *Pemphigini*. — Bestimmungsschlüssel. — Beschreibungen der Gattungen und Arten.

Fam. *Pemphigidae* (PASSERINI) BOERNER 1952

Diagnose: Sexuales ohne Rüssel; Augen der Junglarven, meist auch der ungeflügelten Virginogenien, nur aus Triommatidien bestehend. Cauda klein, nicht oder wenig hervortretend. Siphonen bei den Junglarven stets, bei den Erwachsenen meist unterdrückt, wenn vorhanden, dann nur flach kegelförmig ausgebildet.

Hauptwirtsgenerationen an Holzgewächsen, Fundatrix hier meist mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Gallen erzeugend. Nebenvirtsgenerationen in der Regel unterirdisch lebend. Anholozyklie weit verbreitet.

Übersicht über die Unterfamilien und Tribus

(Die eingeklammerten Tribus sind hier nicht behandelt)

Subfam. <i>Schizoneurinae</i>		Hauptwirt <i>Ulmus</i>
(Trib. <i>Schizoneurini</i>)		Exules an Wurzeln von Holzgewächsen)
Trib. <i>Tetraneurini</i>		Exules an Wurzeln krautiger Gewächse
Subfam. <i>Pemphiginae</i>		Hauptwirt: verschiedene Laubhölzer
(Trib. <i>Pachypappini</i>)		Exules vorwiegend an Wurzeln von Holzgewächsen)
Trib. <i>Pemphigini</i>		Hauptwirt <i>Populus</i> , Exules vorwiegend an Wurzeln krautiger Gewächse
<i>Fordinae</i> Subfam.		Hauptwirt <i>Pistacia</i> , <i>Rhus</i>

Trib. <i>Baizongiini</i>	}	Exules an Wurzeln krautiger Gewächse, vorwiegend an Gramineen
Trib. <i>Geoicini</i>		
Trib. <i>Fordini</i>		

Bestimmungsschlüssel für die Tribus der an den Wurzeln krautartiger Gewächse lebenden Formen

(Exules der *Tetraneurini*, *Pemphigini* und *Fordinae*)

- 1 (6) Ungeflügelte Exules mit Wachsdrüsenplatten. Prim. Rhin. mit Wimperkranz. Erstlarven mit je einem spin. und pleur. und 1—2 marg. Abd.-Borstenpaaren pro Tergit. Ant. der Erstlarven mit oder ohne Einschnürung zwischen den Endgl.
- 2 (3) Porenplatten ring- oder rosettenartig, auf Kopf, Thor.- und Abd.-Tergit 1—7. Erstlarve ohne Einschnürung zwischen den Ant.-Endgl., mit je einem marg. Abd.-Borstenpaar. In der Regel zumindest ein Teil der Beine nur mit einem Tarsengl. Ad. mit oder ohne Siphonen. Rhin. der Geflügelten schmal, spangenförmig.

. . . *Tetraneurini*
- 3 (2) Porenplatten nicht deutlich ring- oder rosettenförmig, aus zahlreichen runden Einzelporen zusammengesetzt. Tarsen aller Beine 2-gl., Exules stets ohne Siphonen.
- 4 (5) Porenplatten bei normal entwickelten ungeflügelten Exules auf dem Thor.- und Abd.-Tergiten 1,2 fehlend. Sek. Rhin. der Geflügelten schmal spangenförmig. Ant.-Endgl. der Erstlarven mit mehr oder weniger deutlicher Einschnürung. Erstlarven nur mit je einem Paar marg. Abd.-Borsten und mit kurzen geraden Krallborsten. Gonapophysen der Ungeflügelten 2—3-höckerig, oft undeutlich.

. . . *Pemphigini*
- 5 (4) Porenplatten auf Kopf, Thor.- und den Abd.-Tergiten 1—7. Sek. Rhin. der Geflügelten rundlich. Larvale Ant.-Endgl. mit oder ohne Einschnürung. Erstlarven in der Regel mit 2 marg. Abd.-Borstenpaaren. Gonapophysen mehr oder weniger deutlich, 2-höckerig.

. . . *Baizongiini*
- 6 (1) Ungeflügelte Exules ohne Wachsdrüsengruppen. Prim. Rhin. gewimpert oder ungewimpert. Abd.-Borsten der Erstlarven unregelmäßig gestellt, nicht in Spin.-, Pleur.- und Marg.-Reihen angeordnet. Larvale Ant. ohne Einschnürung.
- 7 (8) Prim. Rhin. gewimpert. Cauda sehr klein. Analöffnung auf die Dorsalseite verschoben. Der ganze Körper mit netzartig gefelderter Cuticula. Mit Spatel- oder Spitzborsten.

. . . *Geoicini*
- 8 (7) Prim. Rhin. ungewimpert. Analöffnung meist nicht dorsalwärts verschoben. Körper mit oder ohne netzartige Cuticularstrukturen. In der Regel nur mit Spitzborsten.

. . . *Fordini*

Trib. *Tetraneurini* (BOERNER) nom. nov.¹

Diagnose für die virginogenen Formen: Ungeflügelte Virginogenien mit in 6 Längsreihen angeordneten ring- oder rosettenartigen Drüsengruppen auf Kopf, Thor. und Abd. L₁ mit je einem spin., pleur. und marg. Borstenpaar pro Abd.-Tergit. Larvale Ant.-Endgl. ohne Einschnürung. In der Regel alle oder ein Teil der Beine der ungeflügelten Tiere nur mit einem Tarsengl. Mit oder ohne Siphonen. Rhin. der Geflügelten schmal, spangenförmig. Prim. Rhin. gewimpert. Fundatrix und Fundatrigenien an *Ulmus*, in kleinen Blasengallen der Blätter. Virginogenien an den Wurzeln krautiger Gewächse. Heteroecisch, holozykl., teilweise anholozykl.

Übersicht über die mitteleuropäischen Arten

Gen. <i>Colopha</i> MONELL		Exules
<i>C. compressa</i> KOCH		an <i>Carex</i> -Wurzeln
Gen. <i>Kaltenbachiella</i> SCHOUTEDEN		Exules
<i>K. pallida</i> HALIDAY		an Wurzeln von Labiaten
Gen. <i>Tetraneura</i> HARTIG		Exules
<i>T. ulmi</i> L.		an Wurzeln von Gramineen,
<i>T. longisetosa</i> DAHL		selten an <i>Sedum</i>

(Die bei BOERNER 1952 als eigene Arten aufgeführten *T. personata* BOERNER und *T. rosea* KOCH werden hier als Synonyme von *T. ulmi* aufgefaßt. Siehe bei *T. ulmi*.)

Zur Phylogenie der *Tetraneurini*

Innerhalb der auf *Ulmus* überwinternden Subfamilie der *Schizoneurinae* sind die von BOERNER (1952) als *Tetraneurini* zusammengefaßten drei Gattungen *Colopha*, *Kaltenbachiella* und *Tetraneura* durch eine Reihe gemeinsamer biologischer und morphologischer Züge als näher verwandte Gruppe gekennzeichnet (Fundatrigenien in geschlossenen Blasengallen, Virginogenien an Wurzeln krautiger Gewächse, ringartig ausgebildete Drüsengruppen, Ant.- und Tarsengl.-Reduktion usw.). Insbesondere ist es die Tendenz zum Abbau bestimmter Strukturen, die den *Tetraneurini* eine gewisse morphologische Sonderstellung verleiht. Dieser morphologische Abbau ist bei den *Tetraneurini* überall und in verschiedener Ausprägung anzutreffen. Die auffallende Variabilität bei einzelnen Arten zeigt, daß diese Rückbildungsvorgänge teilweise noch nicht endgültig abgeschlossen sind.

Bemerkenswert sind in dieser Hinsicht die Schwankungen in der Ant.-Gl.-Zahl (*Tetraneura*: 5- oder 6-gl.; *Colopha*: 4- oder 5-gl.; *Kaltenbachiella*: 4-gl., sehr selten noch 5-gl.), ferner das gelegentliche Vorkommen einer gegabelten Media (V.Fl.) und mannigfacher Übergangsstufen zwischen 2-gl. und 1-gl. Tarsen bei *Kaltenbachiella*. Schließlich müssen in diesem Zusammenhang auch die regionalen morphologischen Unterschiede in der Differenzierung der Generationenfolge und im Abbau der Siphonen bei *Colopha*

¹ Neuer Name für *Byrsocryptini* BOERNER, 1952. Siehe bei *Tetraneura*.

erwähnt werden. Korrelationen sind zwischen den einzelnen Rückbildungserscheinungen nur undeutlich ausgeprägt. Zwar kann die auffallende Reduktion der Ant. bei *Kaltenbachiella* als Folge einer durch beträchtliche Körpergrößenverringerung bedingten negativen Allometrie (bzw. als Beibehaltung der larvalen Ant.-Gliederung) verstanden werden, unerklärlich bleibt aber, warum gerade hier, trotz der Größenreduktion (kleinste Art der *Pemphigidae*) der Abbau des 1. Tarsengl. im Gegensatz zu den übrigen Vertretern der Tribus noch nicht abgeschlossen ist und warum das Flügelgeäder reichhaltiger ist, als etwa bei der normalgroßen Nachbargattung *Tetraneura*.

Da die in der Tribus allgemein zu beobachtende Rückbildungstendenz sich bei den einzelnen Gattungen jeweils an anderen Merkmalen ausgewirkt hat² und Synapomorphien nicht erkennbar werden, ist eine Aussage über das Verwandtschaftsverhältnis dieser Gattungen schwierig. In der vorliegenden Arbeit wird die BOERNERSche, in erster Linie auf der Ausbildung des Flügelgeäders beruhende Reihenfolge beibehalten. In morphologischer und biologischer Hinsicht stehen sich *Colopha* und *Kaltenbachiella* (in beiden Gattungen starke Wachs Ausscheidungen, kein perianaler Haarkranz [= Trophobioseorgan], kein Ameisenbesuch, keine virginoparen Geflügelten) gegenseitig recht nahe, während die Gattung *Tetraneura* von ihnen durch die nur sehr schwache Wachs Ausscheidung, durch den Besitz eines deutlichen Trophobioseorgans und virginoparer Geflügelter und durch den Ameisenbesuch unterschieden ist.

Die weniger häufigen Gattungen *Colopha* und *Kaltenbachiella* besitzen in Mitteleuropa nur jeweils einen Vertreter. In der sehr häufigen Gattung *Tetraneura* ist es anscheinend zu einer weitgehenden Aufsplitterung in einzelne, nicht immer konstante Varianten gekommen, die sich nach ihrer morphologischen Ausbildung und ihrer Biotopwahl in zwei nicht scharf voneinander abzugrenzenden Arten einordnen lassen.

Die drei Gattungen besitzen den gleichen Hauptwirt und erzeugen hier Gallen, die dem gleichen Typus angehören. Die virginogenen Generationen leben jeweils an eigenen Nebenwirtsfamilien (*Colopha*: Cyperaceen, *Kaltenbachiella*: Labiaten, *Tetraneura*: Gramineen und — disjunktiv — selten auch *Sedum*). Alle beobachteten Arten sind oligophag.

Bestimmungsschlüssel der ungeflügelten Virginogenien der mitteleuropäischen *Tetraneurini*

- 1 (4) Ant. der Erstlarven 5-gl., der Ad. 5- oder 6-gl. Perianaler Haarkranz deutlich (Borstenlänge 0,1—0,15). Vom 2. Larvenstadium an mit flachkegelförmigen Siphos. Tiere wachsgelb bis bräunlich rot, nur mit schwacher Wachs Ausscheidung. An Gramineenwurzeln (selten auch an *Sedum*).

. . . *Tetraneura* HARTIG

- 2 (3) Junglarven und Ad. mit langen Marg.- (0,03—0,21), Spin. (0,03—0,18) und meist auch Pleur.-Borsten (0—0,18). Bei den Ad. gelegentlich noch weitere Borstenreihen. Die marg. Drüsengruppe des Tergit 7 nur mit einreihigem Fazettenring. Meist in schattigen Biotopen.

. . . *T. longisetosa* DAHL

² Diese Erscheinung entspricht denjenigen Vorgängen, die in der Paläontologie mit dem Begriff „Spezialisationskreuzung“ bezeichnet werden.

- 3 (2) Junglarven lang- oder kurzborstig, Ad. fast stets mit kurzen Abd.-Borsten (0,03–0,04). Die marg. Drüsenplatte des Tergit 7 oft mit mehrreihigem Fazettenring. In der Regel nicht in schattigen Biotopen.
 . . . *T. ulmi* L.
- 4 (1) Ant. der Erstlarven 4-gl. Bei Ad. 4- oder 5-gl. Perianaler Haarkranz nicht ausgebildet (Borsten der Analregion nur bis 0,03). Meist ohne Siphonen, Tiere gelblich bis weiß, mit starker, den ganzen Körper bedeckender Wachausscheidung.
- 5 (6) Alle Tarsen ingl. Zentralfeld der spin. und pleur. Drüsengruppen rundlich. Ant. 4- bis 5-gl. Ad. dunkelgelb, mittelgroß (Körperl. 1,20 bis 1,40). An Cyperaceenwurzeln.
 . . . *Colopha* MONELL
C. compressa KOCH
- 6 (5) Zumindest die Hintertarsen in der Regel 2-gl. Zentralfeld der Drüsengruppen in die Länge gezogen. Pleur. Gruppen meist stark reduziert (5–6 Fazetten). Ant. fast immer nur 4-gl. Ad. blaßgelb, sehr klein (Körperl. 0,90–1,25). An Wurzeln von Labiaten.
 . . . *Kaltenbachiella* SCHOUTEDEN
K. pallida HALIDAY

Gen. *Colopha* MONELL 1877

Typ. auct.: *Byrsocrypta ulmicola* FITCH 1859.

Diagnose: Media des V.-Fl. gegabelt. H.-Fl. nur mit einer Schrägader. Gallen flach. Exules an Wurzeln von *Carex*. Nur eine mitteleuropäische Art.

Colopha compressa KOCH 1856

Syn.: *Schizoneura compressa* KOCH 1856. *Byrsocrypta ulmicola* FITCH 1859 (sec. MORDVILKO 1921).

Untersuchtes Material: 4 Präparate der Sammlung BOERNER, 4 eigene Funde.

Ad. Fundatrix

Gelb bis gelbgrün. Körper sehr in die Länge gestreckt, Kopf nicht vor-springend, das eigene Material ohne Wachsdrüsenplatten. Die von TULLGREN (1925) untersuchten Tiere besaßen Wachsdrüsen (1 bis 2 Zentralfazetten, die von einem Ring etwa gleichgroßer peripherer Fazetten umgeben sind; An-ordnung wie bei den *Tetraneura*-Exules). Nur mit vereinzelt, sehr kleinen Borsten. Ant. 4-gl. (nach TULLGREN 5-gl.). Die beiden prim. Rhin. rundlich bis oval, mit Wimperkranz. Nur Triommatidien, keine Fazettenaugen. Rüssel bis zum 2. Coxenpaar reichend. Siphonen fehlen (nach TULLGREN vor-handen). Jeweils nur 1 Tarsenglied (nach TULLGREN 2 Tarsenglieder). Das Tarsenglied trägt dist. über der Klaue 2 lange (0,03) am Ende spatelförmig verbreiterte Borsten.

Körperl.	1,20–1,50	Ant.-Gl.	I 0,043	
Körperbr.	0,60–0,70	„	II 0,043	Sek. Rhin.
Rüssel	0,20–0,25	„	III 0,086	fehlen
Ant.	0,20	„	IV 0,039	

Ad. Emigrans

(Nach Material der Sammlung BOERNER und nach TULLGREN 1925)

Kopf, Thor. und Extremitäten schwarzbraun. Abd. grünlich. Wachsdrüsenplatten fehlen. Ant. 6-gl. Glied VI mit großem, lappig geteiltem prim. Rhin. und einigen bewimperten Begleitrhin. Das prim. Rhin. auf Gl. V umfaßt dieses als schmale Spange. Die sek. Rhin. schmal, oft die Hälfte des Gl.-umfanges umspannend. Der Rüssel reicht bis zur Mitte des Mesosternums. V.-Fl.: das Pterostigma am Ende gerundet, die Media im dist. Drittel gegabelt (selten einfach). Cu. der H.-Fl. verwischt. Beine mit 2 Tarsengl. Siphonen fehlen.

Körperl.	1,80	Ant.-Gl. I	0,026	Rhin. auf	
V.-Fl.	2,30	„ II	0,039		
Rüssel	0,35	„ III	0,208	III	11—14
Ant.	0,48	„ IV	0,065	IV	2— 4
		„ V	0,078	V	2— 3 + 1
		„ VI	0,065	VI	0— 2 + 1

Ad. Exul (ungeflügelt)

Körper dunkelgelb, Extremitäten rauchfarben. Fein mit Wachsstaub bedudert, auf dem Rücken flockige Wachsabscheidungen. Oft sind die ausgeschiedenen Wachsfäden doppelt so lang wie das Tier. Rundlich ovale Gestalt. Kopf nicht vorspringend. Deutliche Drüsengruppen vorhanden. Diese bestehen aus 8 bis 12 rosettenartig um ein Zentralfeld angeordnete periphere Fazetten. Die marg. Drüsen oft unregelmäßig, mit mehreren Zentralfazetten. Anordnung der Drüsen: Kopf mit 8 bis 10 Drüsengruppen, davon liegen 4 am Hinterrand in einer Querreihe, die restlichen dagegen davor in 2 medianen Längsreihen. P.-Thor. mit je einem Paar spin. und marg. Drüsenplatten. Ms., Mt.-Thor. und Abd.-Tergite 1—3 mit je einem spin., pleur. und marg. Drüsenpaar. Auf Tergit 4—6 fallen die pleur. Platten weg.

Der ganze Körper mit kleinen, locker gestellten Borsten. Ant. auffallend klein, 4- oder 5-gl. Die beiden rundlichen bis ovalen prim. Rhin. mit deutlichen Wimperkränzen. Das dist. Rhin. außerdem mit bewimperten Begleitrhin. Nur Triommatidien ausgebildet. Rüssel kurz, das 2. Coxenpaar kaum überragend. Cauda, Anal- und Genitalplatte wenig deutlich voneinander abgegrenzt und nicht sklerotisiert, mit wenigen, sehr kurzen (bis 0,020) Borsten. Ein perianaler Borstenkranz (= Trophobioseorgan) fehlt völlig. Ohne Siphonen. Gonapophysen sehr undeutlich, jeweils mit 4—5 winzigen Dörnchen (0,005). Beine kurz, nur je ein Tarsenglied.

Körperl.	1,20—1,40	Ant.-Gl. I	0,018—0,030	
Körperbr.	0,90—1,20	„ II	0,012—0,036	
Rüssel	0,30—0,50	„ III	0,030—0,036	Sek. Rhin.
Ant.	0,15—0,18	„ IV	0,018—0,024	fehlen
		„ V	0,036—0,039	

Exul, Erstlarve

Weißlichgelb. Langgestreckte Gestalt (Länge 0,45—0,50). Drüsengruppen wie bei den Ad. Auf dem Abd.-Rücken je eine Längsreihe spin., pleur. und marg. Borsten. Ant. 4-gl. Die beiden letzten Gl. mit querliegenden Stiftchenreihen und langen schlanken Borsten (bis 0,055). Die beiden prim. bewimper-

ten Rhin. lang und queroval. Rüssel lang (0,28), bis zum 2. Abd.-Tergit reichend.

Ad. geflügelter Exul (sexupar)

(Beschreibung nur nach einem Tier.) Kopf, Thor. und Extremitäten schwarz-braun bis schwarz, Abd. grünlich gelb. Flügel wie bei den Emigranten. Drüsengruppen fehlend. Der ganze Körper mit kleinen (0,025) lockergestellten Borsten. Ant. 6-gl. Die beiden schmalen, spangenförmigen prim. Rhin. mit Wimperkränzen. Die sek. Rhin. ebenfalls stark in die Länge gezogen (bis zu $\frac{3}{4}$ des Gl.-Umfanges umgreifend). Siphonen fehlend. Cauda, Anal- und Genitalplatte nur schwach chitinisiert, mit kleinen (0,03) Borsten besetzt. Gonapophysen undeutlich.

Körperl.	1,20	Ant.-Gl. I	0,049	Rhin. auf	
Körperbr.	0,45	" II	0,049		
V.-Fl.	2,25	" III	0,180	III	11
Ant.	0,49	" IV	0,067	IV	3—4
		" V	0,060	V	2—3 + 1
		" VI	0,085	VI	0—2 + 1

Sexuales (Embryonen)

Rüssellos. Ohne Drüsengruppen. Tarsen eingliedrig. Wie die Fundatrix mit 2 über der Klaue liegenden Borsten.

Regionale morphologische Unterschiede

Zwischen den untersuchten Fundatrices (Material aus der Sammlung BOERNER [Herkunft nicht bekannt] und aus Oberbayern) und den von TULLGREN (1925) gegebenen Beschreibungen schwedischer Tiere bestehen erhebliche Unterschiede. Den geprüften Tieren fehlen im Gegensatz zu TULLGRENS Angaben die Siphonen und die Drüsengruppen, ferner sind die Ant. 4- und die Tarsen 1-gl. (nach TULLGREN 5-gl. Ant. und 2-gl. Tarsen). Da der morphologische Habitus, die Wirtsverhältnisse, Gallenform und die Generationsfolge bei den schwedischen und den mitteleuropäischen Tieren gleich sind, können beide als Angehörige derselben Art gelten.

Die mitteleuropäischen Fundatrices sind auf Grund der vorliegenden Beschreibungen mehr zurückgebildet als die nordeuropäischen; die Generationsfolge der *C. compressa* ist somit in Mitteleuropa morphologisch stärker differenziert. (Eine ähnliche Erscheinung wird bei *Pemphigus bursarius* angetroffen.)

Im Gegensatz zu den Angaben anderer Autoren (MORDVILKO, 1935), (TULLGREN, 1925) fehlen dem eigenen Exules-Material die Siphonen. Auch in dieser Hinsicht können die mitteleuropäischen Tiere als stärker abgewandelt angesehen werden.

Biologie

Wirte. Hauptwirt ist *Ulmus scabra* (nach BOERNER, 1952, auch *U. effusa*). Die Exules leben an Wurzeln von *Carex*-Arten.

Holozyklus und Parazyklus. Es wurden im Herbst sowohl zum Hauptwirt abwandernde als auch anholozyklisch überwintrende Populationen angetroffen. Über das Häufigkeitsverhältnis von Holozyklus und Para-

zyklus können keine Angaben gemacht werden, da die Art im Beobachtungsgebiet nur vereinzelt gefunden wurde.

Jahreszyklus. Die Fundatrix bewohnt mit ihrer Nachkommenschaft blattoberseits gelegene, flachgedrückte, hahnenkammähnlich gezähnte Beutelgallen, die sich durch einen Sekundärporus öffnen. Ende Mai (Oberbayern) begannen die Fundatrices in den Gallen ihre Nachkommenschaft abzusetzen. Dieses Datum weist auf ein in der Junimitte beginnendes Abwandern zum Nebenwirt hin. Virginopare Geflügelte konnten nicht gefunden werden und sind auch aus der Literatur nicht bekannt. Mitte Oktober wurden in einer virginogenen Kolonie sexupare Geflügelte gesammelt. Das Absetzen der Sexuales am Hauptwirt konnte nicht beobachtet werden.

Mitte März wurde in einem *Lasius flavus*-Nest, das in eine *Carex*-Bülte eingebaut war, eine virginogene Kolonie gefunden. Die Tiere (Ad. und Juv.) saugten in großer Zahl an den Wurzeln und waren völlig von dem ausgetrockneten Wachs bedeckt. Diese Wachsausscheidungen bilden für die an feuchten und überschwemmungsgefährdeten Örtlichkeiten lebenden Aphiden einen wirksamen Benetzungsschutz. Ein Ameisenbesuch konnte weder hier noch anderweitig festgestellt werden. Der Fund einer starken, freilebenden Population im Spätherbst läßt vermuten, daß die Überwinterung auch außerhalb von Ameisennestern vor sich geht.

Beziehungen zu Ameisen. Eine Trophobiebeziehung wurde nicht beobachtet. Der von den Tieren abgeschiedene Honigtau bleibt in den Wachsausscheidungen zurück. Ein perianaler Haarkranz fehlt.

Das zweimal beobachtete Zusammenwohnen mit *Lasius flavus* wird als fakultative Synoekie gedeutet. Den durch ihre Wirtspflanzen an feuchte Biotope gebundenen Aphiden bieten die relativ trockenen *Lasius*-Kuppelnester günstige Lebensbedingungen.

Räuber und Parasiten wurden nicht gefunden.

Besiedelte Biotope. Die Virginogenien der im Untersuchungsgebiet wenig häufigen Art wurden in feuchten Wiesen, oft an etwas überschatteten Stellen oder an Rändern von Gräben und Tümpeln gefunden.

Fundorte: Mittelfränkisches Becken, Maingebiet, Bayerische Hochebene.

Gen. *Kaltenbachiella* SCHOUTEDEN 1906

Typ. auct.: *K. menthae* SCHOUTEDEN (= *Byrsocrypta pallida* HALIDAY 1838).

Syn.: *Byrsocrypta* TULLGREN 1909 (Typ. auct. = *B. pallida* HALIDAY 1838).

Gobaishia MATSUMURA 1917 (Typ. auct. = *G. japonica* MATSUMURA 1917).

Diagnose: Media der V. Fl. ungegabelt, H. Fl. mit 2 Schrägadern. Tarsen der Ungeflügelten ein- oder 2gl. Galle kugelig, ungestielt, behaart. Exules an Wurzeln von Labiaten. Nur eine einheimische Art.

Kaltenbachiella pallida HALIDAY 1838

Syn.: *Aphis* (*Tetraneura*) *alba* RATZEBURG 1844. *Rhizobius menthae* PASSERINI 1863. (*Rhizoicus menthae* DEL GUERCIO 1906 pro PASSERINI). ? *R. sonchi* PASSERINI 1860 partim. Weitere Synome unter Gen. *Kaltenbachiella*.

Untersuchtes Material: 9 Präparate der Sammlung BOERNER. 6 eigene Funde.

Ad. Fundatrix

Schwach gelblich, Gestalt langgestreckt oval. Wachsdrüsen fehlen. Das Integument ist mit spärlichen kurzen Borsten bedeckt. Ant. 4-gl., spärlich beborstet. Die beiden prim. Rhin. rundlich klein, ohne deutlichen Haarkranz. Rüssel reicht bis zum 2. Coxenpaar. Siphonen fehlen. Hintertarsen 2-gl.

Körperl.	ca. 2,00	Ant. Gl. III	0,114—0,130	sek. Rhin
Körperbr.	1,20	Ant. Gl. IV	0,057—0,076	fehlen.
Rüssel	0,25			
Ant.	0,30			

Beschreibung nach BOERNERS Material, nach TULLGREN, 1909; V. D. GOOT, 1915 und THEOBALD, 1929. Maße nach TULLGREN.

Ad. Emigrans

Kopf, Thor. und Extremitäten schwarz, Abd. dunkelgrün. V. Fl.: Media des V. Fl. ungegabelt und im prox. Drittel verwischt. (Ein Tier der Sammlung BOERNER mit gegabelter Media.) Cu. I und II an der Basis deutlich getrennt. Im H. Fl. sind Media I und II gut entwickelt, sie sind weit voneinander getrennt. Wachsdrüsenplatten fehlen. Ant. 6-gl. Die sekundären Rhin. sind lang und schmal, sie nehmen die ganze Unterseite der Ant. Gl. ein. Die prim. Rhin. unterscheiden sich von den sek. nur durch ihre Größe, sie tragen keinen Wimperkranz, lediglich die Begleitrhin. des dist. Rhin. sind bewimpert. Siphonen fehlen. Alle Tarsen 2-gl.

Körperl.	2,10	Ant. Gl. III	0,247—0,266	Rhin. auf
Körperbr.	0,65	Ant. Gl. IV	0,104—0,123	
V. Fl.	2,65	Ant. Gl. V	0,133—0,152	III 20—24
Rüssel	0,32	Ant. Gl. VI	0,152—0,160	IV 6—7
Ant.	0,87			V 5—8 + 1
				VI 7—10 + 1

Maße nach TULLGREN 1909. Beschreibung nach BOERNERS Material.

Ad. Exul (ungeflügelt)

Gelblich weiß. Jüngere Tiere blaß orangegelb. Die Tiere sind mit weißen, aus einzelnen Fäden zusammengesetzten flaumartigen Wachausscheidungen bedeckt. Gestalt rundlich bis eiförmig, hochgewölbt. Kopf nicht vorspringend.

Körper mit rosettenartigen Wachsdrüsengruppen, diese bestehen aus einem meist langgestreckten Mittelfeld, das von einem Kranz rundlicher Fazetten umgeben ist. Die marg. Drüsengruppen sind groß und in die Länge gezogen, die pleur. Gruppen oft sehr klein (5—6 Fazetten). Anordnung: Kopf mit 8—10 Drüsenplatten (am Scheitelhinterrand 4 in einer Querreihe, davor je 2 in 2 Querreihen). P. Thor. mit einem großen marg. und einem kleineren spin. Drüsengruppenpaar. Ms.- und Mt.-Thor. und Abd.-Tergit 1—6 mit je einem spin., pleur. und marg. Paar. Tergit 7 nur mit spin. und marg. Drüsengruppen. Auf Tergit 8 lediglich 2 kleine Drüsenplatten. Körper mit spärlich verteilten kurzen (0,02) Borsten. Ant. 4-gl., sehr selten 5-gl. In diesem Fall sind die beiden Endgl. nicht verschmolzen. Die beiden rundlichen bis ovalen prim. Rhin. mit Haarkranz, die dist. Begleitrhin. ebenfalls bewimpert.

Nur Triommatidien vorhanden. Siphonen fehlen. Rüssel kurz, das 2. Coxenpaar grade erreichend. Cauda, Anal- und Genitalplatte nicht sklerotisiert, nur undeutlich voneinander abgesetzt. Beborstung der Analregion sehr spärlich und kurz (0,01). Perianaler Haarkranz (= Trophobioseorgan) nicht ausgebildet. Gonapophysen nicht sklerotisiert, aus 2 Gruppen von 6–8 sehr kurzen (0,01) Dörnchen bestehend. Vorder- und Mitteltarsen in der Regel eingl., die H. Tarsen meist 2-gl. Es kann jedoch ausnahmsweise bei den vorderen Tarsenpaaren ebenfalls eine 2-Gliedrigkeit angedeutet sein, während andererseits bei den H. Tarsen die Trennung in 2 Gl. manchmal undeutlich oder völlig unterdrückt ist.

Körperl.	0,90–1,25	Ant. Gl.	I	0,03	
Körperbr.	0,75–1,15	Ant. Gl.	II	0,03–0,036	Sek. Rhin
Rüssel	0,20–0,35	Ant. Gl.	III	0,03–0,048	fehlen
Ant.	0,13–0,15	Ant. Gl.	IV	0,03–0,036	

Exul. Erstlarve

Kräftig orangegebl.; langgestreckte Gestalt. Wachsdrüsen wie bei den Ad. Mit je einer spin., pleur. und marg. Längsreihe von Borsten, die Borsten jeweils vor der entsprechenden Drüsenplatte. Ant. 4-gl. Die prim. Rhin. quer-oval, langgestreckt. Alle Ant. gl. mit auffallend langen Borsten (bis 0,045). Rüssel über das 3. Coxenpaar hinausragend.

Ad. geflügelter Exul (sexupar)

Kopf, P. Thor. und Extremitäten schwarzbraun, Abd. olivgrün und schwach mit Wachs bestäubt. Fl. wie bei den Emigranten. Wachsdrüsen fehlen. Beborstung spärlich und kurz (bis 0,02). Ant. 6-gl. durch die auf Wülsten liegenden sek. Rhin. erscheinen die letzten 4 Ant. Gl. quervergeringelt. Sek. Rhin. sehr schmal, oft über $\frac{3}{4}$ des Gliedumfanges umspannend. Das prox. prim. Rhin. unterscheidet sich nicht von den sek. Rhin. Das dist. ist rundlich oval, ohne deutlichen Wimperkranz, aber mit bewimperten Begleitrhin. Siphonen fehlen. Der kurze Rüssel erreicht das 3. Coxenpaar nicht. Cauda, Anal- und Genitalplatte sklerotisiert, dicht mit kurzen Borsten besetzt (0,012–0,015). Gonapophysen undeutlich. Alle Tarsen sind in der Regel 2-gl., das 1. Tarsengl. kann gelegentlich stark rückgebildet sein.

Körperl.	1,05	Ant. Gl.	I	0,055	Rhin. auf
Körperbr.	0,45	Ant. Gl.	II	0,035	
Rüssel	0,30	Ant. Gl.	III	0,150	III 10–12
Ant.	0,43–0,46	Ant. Gl.	IV	0,080	IV 3–4
		Ant. Gl.	V	0,073	V 1–2 + 1
		Ant. Gl.	VI	0,080	VI 2–3 + 1

Zur morphologischen Variabilität der Art

Bemerkenswert erscheint, daß die ursprünglich sogar als Gattungsmerkmal benutzte Zahl der Tarsengl. (in der Regel sind Vorder- und Mitteltarsen ein-, die H. Tarsen aber 2-gl.) nicht völlig konstant ist. Mit Hilfe der verschiedenen Varianten läßt sich eine morphologische Reduktionsreihe von vollständig 2-gl. zu vollständig eingl. Tarsen aufstellen. Dies zeigt, daß die Tarsengl.-Rückbildung, die in der Nachbargattung *Tetraneura* zu endgültiger Ein-

gliedrigkeit gelangt ist, bei der vorliegenden Gattung noch im Gang ist. Weitgehend abgeschlossen erscheint dagegen die Reduktion der ehemals 5gl. Ant. der ungeflügelten Exules. Hier wird in der Regel der larvale Zustand (= die beiden mit je einem prim. Rhin. versehenen Endgl. nicht getrennt, Ant. deshalb 4gl.) beibehalten, nur ausnahmsweise treten noch 5gl. Antennen auf.

Biologie

Wirt e. Hauptwirt ist *Ulmus campestris* und *U. scabra*. Die Exules saugen an den Wurzeln und unterirdischen Trieben, vor allem an den Sproßachseln, von *Mentha* (*aquatica*, *arvensis*, *piperita*, *longifolia*), *Thymus* und *Origanum*.

Holozyklus und Parazyklus. 2 Herbstfunde (Mitte Oktober) und 2 Frühjahrsfunde im Beobachtungsgebiet zeigen, daß die Möglichkeit zur anholozyklischen Überwinterung besteht. Eine Ende Juli gefundene Population wanderte vollständig zum Hauptwirt über. Über das Häufigkeitsverhältnis von Holozyklus und Parazyklus kann keine Angabe gemacht werden.

Jahreszyklus. Die Hauptwirtsgenerationen konnten im Beobachtungsgebiet nicht beobachtet werden. Nach TULLGREN (1909), VAN DER GOOT (1915) und BOERNER (1952) werden im Frühjahr von der Fundatrix am Blattgrund von *Ulmus* kugelige, beiderseits über die Blattfläche ragende, geschlossene Gallen gebildet, in denen sich die Emigranten entwickeln. Diese verlassen im Juni die Gallen durch einen sekundären Porus. Die an den Wurzeln und unterirdischen Trieben saugenden Exules sind von umfangreichen Wachsausscheidungen umgeben. In den von den Tieren verlassenem Wachshüllen bleibt der ausgeschiedene Honigtau zurück. Da die Art großenteils an feuchten, überschwemmungsgefährdeten Biotopen lebt (*Mentha aquatica*!), dürfen die Wachsausscheidungen als Benetzungsschutz angesehen werden. Virginopare Geflügelte wurden nicht beobachtet, sie sind auch aus der Literatur nicht bekannt. Eine vorwiegend aus sexuparen Geflügelten bestehende Population wurde Ende Juli gefunden. Über das Absetzen der Sexuales am Hauptwirt und über die Eiablage liegen keine Beobachtungen vor.

Beziehungen zu Ameisen. *K. pallida* wird in der Regel nicht von Ameisen aufgesucht (nur ausnahmsweise wurde ein Besuch durch *Tetramorium caespitum* festgestellt). Für das Fehlen trophobiotischer Beziehungen spricht auch die starke Wachsausscheidung und die Tatsache, daß kein perianaler Haarkranz ausgebildet ist. Das einmal beobachtete Zusammenwohnen von *K. pallida* mit *Lasius flavus* wird als Synoekie gedeutet. Das mit *Thymus* bewachsene Kuppelnest bot den Aphiden günstigere Lebensbedingungen als die feuchte Umgebung.

Parasiten und Räuber wurden nicht gefunden.

Besiedelte Biotope. Die eurytope Art wurde sowohl in trockenwarmen Biotopen (Steppenheidegesellschaften, Felsenheide) als auch an feuchten, zeitweise überschwemmten Orten (am Rand von Hoch- und Wiesenmooren, an Teichrändern) gesammelt.

Fundorte: Mittelfränkisches Becken, Fränkische Jura, Oberrheingebiet (Kaiserstuhl), Bayerische Hochebene.

Gen. *Tetraneura* HARTIG 1841³

[Typ. auct. *Aphis ulmi* LINNAEUS 1758.

Syn.: *Byrsocrypta* FITCH 1855 (nec HALIDAY 1838) (Typ. auct. *Aphis ulmi* LINNAEUS 1758, GEOFFROY 1764). *Amycla* KOCH 1857 (Typ. WILSON 1910: *A. fuscifrons* KOCH 1857). *Endeis* KOCH 1857 (Typ. KIRKALDY 1904: *E. bella* KOCH 1857).

Diagnose: Media des V. Fl. nicht gegabelt, H. Fl. mit einer Schrägader. Tarsen der Ungeflügelten ingl., Fundatrix und Fundatrigenien in bohnenförmiger, meist gestielter Galle. Exules an Graswurzeln.

Tetraneura ulmi (LINNAEUS 1758) HARTIG 1841

Syn. *Aphis gallarum-ulmi* DEGEER 1773. *A. gallarum* GMELIN 1788. ? *A. radicum* BOYER DE FONSCOLOMBE 1841. *Tetraneura ulmifoliae* BAKER 1920. *T. ulmi-sacculi* PATCH 1910. *T. yezoensis* MATSUMURA 1917 (sec. MORDVILKO 1921). *T. setariae* DEL GUERCIO 1895 (sec. MORDVILKO 1921). *Endeis rosea* KOCH 1857. *Pemphigus boyeri* PASSERINI 1856. *P. caerulescens* MORDVILKO 1901 (nec. PASSERINI 1856). *Byrsocrypta graminis* SCHOUTEDEN 1906. *Coccus zeamayidis* DUFOUR 1824.

Aphis ulmi FABRICIUS 1757 (non LINNAEUS 1758 !) = *Byrsocrypta personata* BOERNER 1950 = Syn. für *Tetraneura ulmi* forma *personata* (BOERNER 1950) nova forma.

Untersuchtes Material: 36 Präparate der Sammlung BOERNER, davon 26 mit der Bezeichnung *Byrsocrypta ulmi* L., 5 mit der Bezeichnung *B. rosea* KOCH und 5 mit der Bezeichnung *B. personata* BOERNER. 182 eigene Funde.

Ad. Fundatrix

Hell olivgrün, Kopf, Thor. und Extremitäten bräunlich. Rundliche, fast kugelförmige Gestalt, Kopf und P. Thor. vom restlichen Körper etwas abgesetzt. Kopf und P. Thor. kräftig chitinisiert. Abd. weichhäutig. Wachsdrüsen fehlen. Mit sehr spärlichen, kurzen Borsten. Ant. je nachdem, ob die beiden letzten Gl. getrennt sind oder nicht, 3- oder 4-gl. (gelegentlich nur 2-gl.). Die beiden Endgl. mit je einem kleinen rundlichen Rhin. Rüssel kurz, meist nicht das 2. Coxenpaar überragend. Analplatte mit 4 mittelgroßen (0,060) Borsten. Die beiden Gonapophysen wenig deutlich (Borsten ca. 0,015). Beine mit nur je einem Tarsengl. Nur Triommatiden entwickelt.

Körperl.	1,90—2,00	Ant. Gl. I	0,043—0,049	
Körperbr.	1,40—1,55	Ant. Gl. II	0,043—0,049	Sek. Rhin.
Rüssel	0,20—0,27	Ant. Gl. III	0,121—0,125	fehlen
Ant.	0,27—0,29	Ant. Gl. IV	0,055—0,060	

Ad. Emigrans

a. *Tetraneura ulmi*, forma *typica*

Kopf, Thor. und Extremitäten glänzend schwarz. Das Abd. auf der Dorsalseite schwarzgrün, auf der Ventralseite grünlichgrau gefärbt. V. Fl. mit

³ Wie mir Herr D. Hille Ris Lambers freundlicherweise brieflich mitteilte, ist der in BOERNERS Katalog (1952) gebrauchte Gattungsname *Byrsocrypta* HALIDAY 1838 als Synonym von *Pemphigus* HARTIG 1837 anzusehen.

gebogenem Radialramus, Media einfach, im prox. Teil verwischt. Die beiden Cu. entspringen nahezu an der gleichen Stelle und divergieren dann stark. Im H. Fl. ist nur der Radius und die Media vorhanden. Wachsdrüsen fehlen. Der ganze Körper mit kleinen Borsten, Ant. 6-gl., gelegentlich 5-gl. Die sek. Rhin. umgreifen als schmale Spangen fast $\frac{3}{4}$ des Gl.-Umfanges. Die prim. Rhin., vor allem das dist., sind unregelmäßig, oft fast sternförmig gelappt. Rüssel sehr kurz, das 2. Coxenpaar kaum erreichend. Siphonen fehlen. Die Borsten auf Tergit 8 = 0,05–0,06, auf der Cauda = 0,01–0,03 und auf der Analplatte = 0,04–0,05. Gonapophysen wenig deutlich. Beine jeweils mit 2 Tarsengl.

Körperl.	2,20–2,60	Ant. Gl. I	0,050–0,055	Rhin. auf
Körperbr.	0,65–1,05	Ant. Gl. II	0,055–0,060	
V. Fl.	2,40–2,80	Ant. Gl. III	0,235–0,243	III 12–16
Rüssel	0,37–0,42	Ant. Gl. IV	0,085–0,091	IV 3–5
		Ant. Gl. V	0,145–0,152	V 4–7 + 1
		Ant. Gl. VI	0,091–0,105	VI 0–1 + 1

b. *Tetraneura ulmi*, forma *personata*

Diese Form unterscheidet sich von der Nominatform in folgenden Merkmalen:

1. Sie besitzt Siphonen (oft nur andeutungsweise ausgebildet).
2. Es sind Wachsdrüsen vorhanden (Bau und Anordnung wie bei den Exules).
3. Die Perianalbeborstung (= 0,050–0,080) ist länger als bei der Nominatform. Sie ist wie bei den Exules ausgebildet.
4. Die fundatrigenen Larven sind ockerfarben (bei der Nominatform olivgrün).

Ad. Exul (ungeflügelt)

Farbe schwankt stark. Überwinternde Tiere, die noch keine Embryonen ausgebildet haben, sind himbeerfarben bis purpurn. Mit dem Erscheinen der Embryonen im Frühjahr werden die Adulten in der Regel gelborange bis wachsfarben. Einzelne Populationen aus trockenheißen Biotopen zeigten eine hell weißlichgelbe Farbe. Die Tiere sind meist mit schwachem Wachsstaub bedeckt. Cuticula mit Wachsdrüsen, die aus einer großen Zentralfacette bestehen, um die sich ein Ring peripherer, stark chitinisierter kleiner Facetten legt. Der Kopf mit 3–4 hintereinander gelegenen Drüsenpaaren. P. Thor. mit einem spin. und einem marg. Paar. Ms.- und Mt.-Thor. und Tergit 1–6 mit je einem spin., pleur. und marg. Drüsenpaar. Tergit 7 nur mit spin. und marg. Drüsen. Einzelne spin. oder pleur. Drüsengruppen können ausfallen. Die spin. und pleur. Drüsen wesentlich kleiner als die marg. Drüsenplatten. Die Drüsen auf Tergit 6 und 7 sehr in die Länge gezogen. Der das zentrale Feld umgebende Facettenring ist hier öfters mehrreihig ausgebildet, gelegentlich wird das Zentralfeld durch die Randfacetten stark eingengt. Ant. 5–6gl., spärlich beborstet. Prim. Rhin. mit Wimperkränzen, das prox. ist oval, das dist. rundlich ausgebildet. In der Regel sind nur Triommatidien vorhanden. Tiere mit 6gl. Ant. besitzen gelegentlich auch kleine Facettenaugen. Körper unregelmäßig mit sehr kleinen (= 0,030) Borsten. Die marg. Borsten der vorderen und mittleren Tergite in der Regel ebenfalls kurz (= 0,030–0,040) und nach hinten gekrümmt. Die marg. Borsten der Tergite

7,6 und manchmal 5 oft gerade und lang (bis 0,100). Vereinzelt treten ad. Tiere auf, bei denen sämtliche Marg.-Borsten lang sind. Auch die Spin.-Borsten können dann beträchtlich verlängert sein. Tergit 7,8, Cauda, Anal- und Genitalplatte sklerotisiert. Auf Tergit 8 und auf der Cauda je 2 Borsten (bis 0,15), die Analplatte mit 4 bis 6 ebenfalls langen (0,15) Borsten, die gegen die Analöffnung hin gebogen sind. Caudal- und Subanalbeborstung bildet zusammen einen perianalen Haarkranz (= Trophobioseorgan). Die Gonapophysen bestehen aus 2 sehr deutlichen, leicht sklerotisierten Höckern mit je etwa 10 kurzen (ca. 0,045) gekrümmten Borsten. Siphonen vorhanden, aus flachkegelförmigen, nicht beborsteten Höckern bestehend. Rüssel kurz, knapp das 3. Coxenpaar erreichend. Beine jeweils nur mit einem Tarsengl.

Körperl.	2,10—3,00	Ant.-Gl.	I	0,060—0,073	
Körperbr.	1,15—2,45	"	II	0,060—0,073	
Rüssel	0,50—0,70	"	III	0,073—0,086	Sek. Rhin.
Ant.	0,40—0,45	"	IV	0,104—0,151	fehlen
		"	V	0,067—0,091	

Exules, Erstlarven

Die von den Emigranten abstammenden Larven in der Regel graugrün bis olivgrün, seltener orangefarben. Die Larven der späteren Generationen orangebraun, Abd. Mitte oft grünlich. Düsengruppen wie bei den Ad. Ant. 5-gl., beborstet, die letzten beiden Gl. mit Stiftchenreihen. Siphonen noch nicht entwickelt. Beborstung in je einer spin., pleur. und marg. Längsreihe. Die pleur. Borsten kurz, Spin. und Marg.-Borsten bei den einzelnen Populationen sehr variabel.

Variationsbreite der Borstenlänge:

Marg.-Borst. auf Tergit 7:	0,03—0,14	Spin.-Borst. auf Tergit 7:	0,02—0,13
" " "	4: 0,01—0,13	" " "	6: 0,01—0,11
" " "	1: 0,01—0,12	" " "	5: 0,01—0,10
		" " "	4: 0,01—0,08
Pleuralborsten:	0,012—0,024	" " "	1: 0,01—0,06

Die Nachkommenschaft der beiden Formen (Nominatform und *forma personata*) ließ sich nicht unterscheiden, in beiden Fällen wurden kurz- und langborstige Populationen gezüchtet.

Ad. geflügelter Exul (virginopar oder sexupar)

Kopf, Thor. und Extremitäten schwarzbraun, das Abd. olivgrün, olivbraun oder schwarzgrün. Flügeladerung wie bei den Emigranten. Gestalt und Anordnung der Drüsengruppen wie bei den ungeflügelten Exules. Auf dem Kopf und Thor. sind die Drüsen oft undeutlich oder fehlen. Siphonen wie bei dem ungeflügelten Exul. Augen, Ant., Analregion und Tarsengl.-Zahl wie bei den Fundatrogenien.

Körperl.	2,00—2,65	Ant.-Gl.	I	0,043—0,060	Rhin. auf
Körperbr.	0,84—1,50	"	II	0,060—0,067	
V.-Fl.	2,85—3,00	"	III	0,225—0,267	III 11—17
Rüssel	0,50—0,55	"	IV	0,067—0,091	IV 2—4
Ant.	0,66—0,75	"	V	0,181—0,200	V 6—10 + 1
		"	VI	0,080—0,103	VI 0—1 + 1

Sexuales

Rüssellose Zwergformen. Grünlicholiv (Männchen) oder orangebraun (Weibchen). Die Weibchen jeweils nur mit einem Winterei.

Zur Variabilität der Art

Die Form *T. ulmi personata*. BOERNER (1950) beschrieb aus *Ulmus*-Blattgallen *Tetraneura*-Emigrantes, die sich von *T. ulmi sensu* DEGEER 1773 („cornicula nulla“) durch den Besitz von Siphonen (vom 2. Stadium an), durch gelbbraune Körperfärbung und durch die kurzen Borsten der von ihnen abgesetzten virginogenen Junglarven unterscheiden, als *Byrsocrypta* (= *Tetraneura*) *personata* nov. spec. (Syn.: *Aphis ulmi* FABRICIUS 1773 [„Corniculi obsoleti, corpus ferrugineum“]). Etwa 10 % der im Beobachtungsgebiet untersuchten *Tetraneura*-Gallen enthielten Fundatrigenien, die BOERNERS „Art“ *personata* entsprachen. Die Untersuchung dieser Tiere und die Durchsicht des BOERNERSchen Materials ergab noch weitere Differentialmerkmale:

1. Es sind hier im Gegensatz zu *T. ulmi sensu* DEG. marg., pleur. und spin. Drüsengruppen vorhanden (Bau und Anordnung wie bei den Exules).
2. Im Gegensatz zu *T. ulmi sensu* DEG. sind die Perianalborsten hier lang und gekrümmt. Die Analregion dieser Tiere ist also wie bei den Exules ausgebildet.
3. BOERNERS Angabe (1950), daß *T. ulmi sensu* str. langborstige und seine *T. personata* kurzborstige virginogene Junglarven gebäre, konnte durch die eigenen Zuchtversuche nicht bestätigt werden. Es finden sich hier unter beiden Formen sowohl Populationen mit langborstiger als auch solche mit kurzborstiger Nachkommenschaft.

Für die Beurteilung der systematischen Verhältnisse erscheint folgendes bedeutsam:

1. Bei beiden Formen gleichen sich die Gallen, die Fundatrices und die folgenden Exulesgenerationen. (Es wurden von *T. ulmi* und *T. „personata“* jeweils 3 virginogene Generationen gezüchtet.) Da die Borstenlänge der Junglarven infolge der starken Variabilität (s. weiter unten) als trennendes Merkmal ausscheidet, können die beiden Formen bisher also nur in der Emigrantengeneration unterschieden werden. Sexupare Geflügelte von „*personata*“ sind noch nicht bekannt.

2. Die die beiden Formen trennenden Merkmale (Körperfarbe, Besitz von Siphonen und Drüsengruppen und Ausbildung der Perianalbeborstung) sind bei allen *Tetraneurini* in der fundatrigenen und virginogenen Serie jeweils verschieden ausgeprägt, es sind also generationentrennende Merkmale. Bei „*personata*“ treten diese 4 Merkmale schon bei den Emigranten in einer normaler Weise erst den Exules zukommenden Ausprägung auf, bei *T. ulmi s. str.* sind sie, wie bei allen anderen *Tetraneurini*, der Morphologie der Hauptwirtsgenerationen gemäß ausgebildet.

3. Somit können die Unterschiede zwischen „*T. personata*“ und *T. ulmi* auf eine Verschiebung bestimmter morphologischer Differenzierungsstufen innerhalb der Generationenfolge zurückgeführt werden. Ob es sich dabei um eine genotypisch verankerte Abweichung vom normalen Entwicklungsverlauf oder um eine phänotypisch bedingte Entwicklungsanomalie handelt, kann nur experimentell geklärt werden. In beiden Fällen aber scheint die Beibehaltung 2 getrennter Arten nicht gerechtfertigt. *T. personata* wird deshalb

hier als Synonym von *T. ulmi* aufgefaßt, sie wird für eine besondere, bei den Emigranten auftretende Modifikation (= *forma personata*) gehalten.

Variabilität der Körperfärbung. KOCH (1857) unterschied von seiner *Endeis bella* (= *T. ulmi*) eine *Endeis rosea* (KOCH 1857), wobei er vor allem auf die unterschiedliche Körperfarbe (*E. bella* = „blaß rostgelb“ und *E. rosea* = „blaß ziegelroth“) hinwies. Daneben benutzte er auch die Gestalt und Rüssellänge zur Unterscheidung. Die von KOCH überlieferten Angaben (Sammelzeit: März, April, Tiere noch ohne Nachkommenschaft, Körper langgestreckt, Segmentierung deutlich, die ersten 3 Fühlrgl. etwa gleichlang) und der Größenmaßstab der beigegebenen Abbildung zeigen, daß er überwinterte Larven und Subadulte beobachtet hatte. Das erklärt auch den Umstand, daß KOCH die Siphonen, die bei den Larven noch nicht so deutlich ausgebildet sind wie bei den Erwachsenen, übersah.

Solche überwinterten Populationen, die mit der von KOCH für *E. rosea* gegebenen Beschreibung gut übereinstimmen, wurden im Beobachtungsgebiet vom Dezember bis zum April in großer Zahl gefunden. Die Tiere verdanken ihre Rotfärbung einem im Fettkörper gespeicherten, mit Äther extrahierbaren Farbstoff. (Die mit konz. H_2SO_4 durchgeführte Karotinprobe verlief negativ.) An in Zucht genommenen Tieren konnte beobachtet werden, wie mit dem Heranwachsen der Keimballen der Farbstoff abnahm. Die Farbe der Tiere verwandelte sich in Gelborange bis Wachsgelb. Die Populationen entwickelten sich schließlich zu normalen *T. ulmi*-Exules. Daß die von bestimmten physiologischen Vorgängen (Abbau von gespeicherten Substanzen bei der Bildung von Embryonen?) abhängige Körperfarbe kein spezifisches Merkmal darstellt, zeigt auch die große Farbvariabilität mancher sommerlichen Populationen (in der gleichen Kolonie ziegelrote und wachsgelbe Tiere).

Endeis rosea KOCH 1857 wird deshalb als noch nicht vollausgewachsene hibernierende Form von *T. ulmi* angesehen und als Synonym dieser Art aufgefaßt⁴. Fünf mit *Byrsocrypta rosea* bezeichnete Präparate der Sammlung BOERNER (Sammelzeit: 7. 1., 7. 1., 3. 10., 10. 9., 17. 10.) lassen sich morphologisch zwanglos bei *T. ulmi* und *T. longisetosa* einordnen.

Variabilität der Borstenlänge bei Junglarven: Um den Umfang der Variabilität zu untersuchen, wurden bei 47 *Tetraneura*-Populationen jeweils 8 für die Gesamtbeborstung charakteristische Borsten gemessen (Marg.-Borsten auf Tergit 7, 4, 1; Spin.-Borsten auf Tergit 7, 6, 5, 4, 1). Die erhaltenen Zahlenwerte wurden nach einem von SCHILDER (1947) entwickelten und von NEUHAUS (1952) abgeänderten Verfahren in Ähnlichkeitsindices umgerechnet⁵. Diese Indices geben jeweils für ein Paar von

⁴ *Tetraneura rosea* sensu THEOBALD (1929), nec KOCH (1857) wird von dieser Synonymisierung nicht betroffen, sie stellt eine durch ihre eigentümlichen Rhinarien hinlänglich gekennzeichnete eigene Art dar. Als neue Benennung wird vorgeschlagen: *Tetraneura theobaldi* nom. nov.

⁵ Man gewinnt diesen Wert, indem man für jedes Merkmal die Mittelwerte der einzelnen Populationen in Größenklassen (= r) einteilt (von 0, 1, 2 ... bis 10). Für jedes Populationspaar stellt man die Differenz d zwischen den Klassenwerten der einzelnen Merkmale fest.

$d = r_a - r_b$. Es wird die Summe der Quadrate dieser Differenzen für alle Merkmale berechnet:

$$\sum d^2 = \sum (r_a - r_b)^2$$

Dividiert man diesen Wert durch die Zahl der Merkmale (= n) und zieht die Quadrat-

Populationen die relative Ähnlichkeit an. Der Index 0 bedeutet Identität, der Index 10 zeigt den größten bei dem vermessenen Material möglichen morphologischen Gegensatz an. Tab. 2 gibt die Ähnlichkeitsindices für 18 der 47 vermessenen Populationen wieder. Aus drucktechnischen Gründen war es nicht möglich, in Tab. 2 die Ähnlichkeitsindices aller untersuchten Populationen wiederzugeben. Die Veröffentlichung der Gesamtliste der Indices hätte grundsätzlich das gleiche Bild wie Tab. 2 geboten.

Tabelle 2

Ähnlichkeitsindices für 18 der in Diagr. 4 dargestellten *Tetraneura*-Populationen

		P			U														
	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
P	1	0	1,1	1,6	4,0	5,3	5,1	6,3	6,5	5,5	5,9	5,4	3,8	4,0	3,6	3,1	3,7	2,4	3,1
	2		0	1,2	3,7	5,1	4,7	6,0	6,4	5,1	5,7	5,1	3,3	3,7	3,3	2,6	3,3	2,4	2,7
	3			0	3,4	4,6	4,8	5,7	6,1	4,8	5,4	4,5	2,5	2,9	2,6	1,7	2,5	1,9	1,9
U	4				0	1,7	1,5	2,6	2,8	1,8	2,5	1,9	2,6	3,6	4,0	3,4	2,2	2,1	4,1
	5					0	1,3	1,3	1,4	0,9	1,1	1,1	3,4	4,6	5,0	4,5	2,8	3,5	5,2
	6						0	2,0	1,9	1,3	1,7	1,3	3,7	4,7	5,3	4,6	3,0	3,2	5,3
	7							0	0,8	1,4	1,2	2,0	4,3	4,8	5,8	5,4	3,7	4,2	6,1
	8								0	1,4	0,9	2,1	4,6	5,7	6,2	5,7	4,0	4,5	6,5
	9									0	1,4	1,3	3,6	4,9	5,3	4,6	3,1	3,6	5,4
	10										0	1,9	4,2	5,2	5,7	5,3	3,4	4,0	5,9
	11											0	3,4	4,8	5,1	4,4	3,2	3,2	5,3
	12												0	1,4	1,7	1,3	1,2	2,6	2,0
	13			0 = morphologische Identität										0	1,0	1,5	2,4	3,3	1,6
	14			10 = größtmöglicher morphologischer Gegensatz											0	1,2	2,6	3,2	0,9
	15															0	2,1	2,6	0,9
	16																0	2,2	2,7
	17			Population 1—3 = Leitgruppe P														0	3,2
	18			Population 4—6 = Leitgruppe U															0

Durch eine Beziehung dieser Werte auf 2 Leitgruppen (U und P) konnten die Ähnlichkeitsindices in einem Koordinatensystem graphisch dargestellt werden⁶. (Diagr. 4. Es ist hier auch die Nachbarart *T. longisetosa* mitberücksichtigt worden.) Die beiden Leitgruppen nehmen, da es sich hier — im Gegensatz zu den restlichen Populationen — um die Nachkommenschaft der Emigranten handelt, eine Sonderstellung ein. Die Lage der Rechtecke im Koordinatennetz bezeichnet zunächst für die einzelnen Populationen nur die größere oder geringere Ähnlichkeit mit einer der beiden Leitgruppen. Indessen zeigt ein Vergleich mit Tab. 2, daß durch dieses Ähn-

wurzel des Quotienten, so erhält man den Index **A** der mittleren Ähnlichkeit für das betreffende Paar von Merkmalsträgern.

$$A = \sqrt[2]{\frac{\sum d^2}{n}} \quad (\text{nach NEUHAUS 1952}).$$

⁶ Die Begrenzungslinien der Rechtecke ergeben sich durch Verbindung von je 4 Punkten im Koordinatennetz, deren Abszissen und Ordinaten durch paarweise Kombination der Ähnlichkeitsindices zwischen den betreffenden Gruppen und den beiden Leitgruppenkomplexen gewonnen werden.

Ähnlichkeitsverhältnis auch weitgehend die Formbeziehungen der einzelnen Populationen untereinander gekennzeichnet sind. Je nach Gestalt und Größe der einzelnen Rechtecke erfolgt eine Überschneidung bei Ähnlichkeitszahlen von 0 bis 1,5 (= kontinuierlicher morphologischer Übergang zwischen 2 Gruppen), bei höheren Indices überschneiden sich die beiden Gruppen nicht mehr (= morphologische Diskontinuität)⁷. Für die Populationen 24, 25, h und k wurde in Fig. 3 die Abd.-Beborstung schematisch dargestellt.

Aus Diagr. 4 läßt sich folgendes entnehmen:

a. Die beiden Endglieder der Reihe (Population 25 und Population K) werden durch eine große Zahl von Zwischengliedern (im Diagramm = 45) miteinander verbunden. Eine gewisse, zweifellos sich bei weiteren Untersuchungen schließende Lücke tritt nur im Bereich der Population h auf. Die vereinzelte, sich nicht in die Reihe einfügende Population O nimmt zwar eine Sonderstellung ein, kann hier aber vernachlässigt werden.

Benachbarte Glieder des Komplexes unterscheiden sich nur geringfügig, während einander fernerstehende Gruppen sich statistisch real trennen lassen.

b. Das bedeutet, daß die Variabilität nicht richtungslos erfolgt. Es ergibt sich beim Untersuchen eines größeren Materials eine morphologische Reihe

An sich symbolisiert die von den Rechtecken eingenommene **Fläche** nur den Schwankungsbereich des Ähnlichkeitsverhältnisses zu den beiden Leitgruppen. Aber auch hier kann, wie der Vergleich mit der Urliste ergibt, dieser Wert stellvertretend für die Variationsbreite der einzelnen Populationen eintreten.

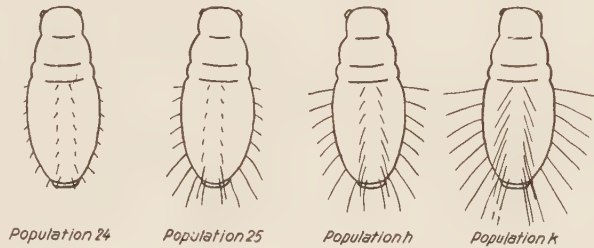


Abb. 3. Schema der Abd.-Beborstung bei 4 in Diagr. 4 wiedergegebenen Populationen

Die Borsten sind im Verhältnis zum Körperumriß in doppelter Länge gezeichnet, sie sind nicht in perspektivischer Verkürzung dargestellt

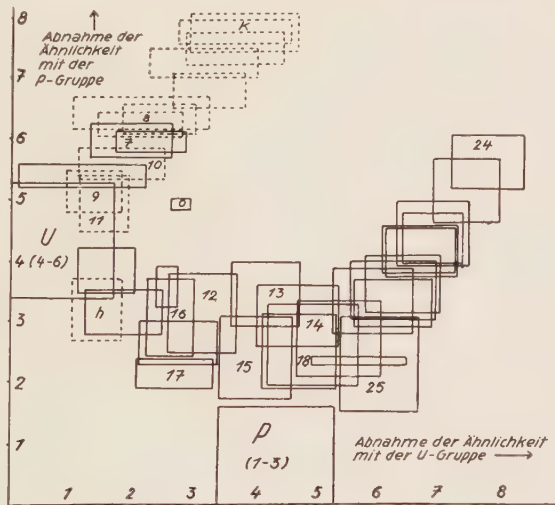


Abb. 4. Graphische Darstellung der Ähnlichkeitsindices von 47 *Tetraeneura*-Populationen (Exules, L₁)
Gestrichelte Linien = *Tetraeneura longisetosa*,
ausgezogene Linien = *Tetraeneura ulmi*

zwischen extrem kurzborstigen und extrem langborstigen Formen. Die Längenabänderungen der einzelnen Abd.-Borsten erfolgen im allgemeinen gleichsinnig, wenn auch die Tendenz zur Längenveränderung bei den dist. Borsten stärker als bei den prox. und bei den marg. stärker als bei den spin. ist.

c. Die Junglarven von *T. ulmi* (ausgezogene Linien) und *T. longisetosa* bilden zwei, im Diagr. zwar schwerpunktmäßig deutlich unterschiedene, im Übergangsbereich aber nicht scharf getrennte Gruppen.

Die Variabilität der Borstenlänge bei den Ad. Normalerweise verlieren die Exules von *T. ulmi* nach der 1. oder 2. Häutung die langen Marg.- und Spin.-Borsten. In einzelnen Populationen finden sich jedoch noch ältere Larvenstadien mit langen Borsten. Sehr selten (in 1–2 % der untersuchten Populationen) wurden neben normal ausgebildeten kurzborstigen Ad. auch noch Tiere mit mehr oder weniger langen Marg.-Borsten beobachtet. In solchen Fällen ist, wenn nur einzelne Tiere vorliegen, eine sichere Entscheidung, ob es sich um *T. ulmi* oder *T. longisetosa* handelt, nicht möglich.

Jahreszeitliche Verteilung der Varianten. Wie weiter oben ausgeführt wurde, ist das Auftreten bestimmter Farbmodifikationen bis zu einem gewissen Grad jahreszeitlich bedingt. Demgegenüber läßt das Häufigkeitsverhältnis von Populationen mit langborstiger, kurzborstiger oder gemischter Nachkommenschaft keine Beziehung zur Jahreszeit erkennen.

Es wurden im Sommer gesammelt: 25 Populationen mit langborstiger, 20 Populationen mit kurzborstiger und 12 Populationen mit gemischter Nachkommenschaft. Im Herbst, Winter und Frühjahr wurden gesammelt: 14 Populationen mit langborstiger, 25 Populationen mit kurzborstiger und 1 Population mit gemischter Nachkommenschaft. Die Nachkommenschaft der Emigranten wurde hierbei nicht berücksichtigt, da die Beborstungsunterschiede zwischen ihr und der folgenden Generation wesentlich erheblicher sind als die Unterschiede innerhalb der späteren virginogenen Generationen.

Zusammenfassung

Die Untersuchung von 182 *Tetraneura*-Populationen führte, zusammen mit einer Reihe von Zuchtversuchen, zu folgenden Ergebnissen:

1. *Tetraneura ulmi* forma *personata* (= *Tetraneura personata* BOERNER) wird als eine durch Abweichungen vom normalen Entwicklungsverlauf (Verschiebung generationsgebundener Merkmale innerhalb der Generationenfolge) aus der Nominatform *T. ulmi* s. str. entstandenen Form und nicht als eigene Art angesehen.
2. Die von KOCH 1857 beschriebene *Endeis* (= *Tetraneura*) *rosea* stellt eine anholozykl. überwinternde, durch besondere Färbung von den Sommerexules abweichende Form von *Tetraneura ulmi* dar. Es wird daher synonym: *Tetraneura rosea* KOCH 1857 (nec THEOBALD 1929) = *Tetraneura ulmi* L.
3. Als neue Benennung für die von THEOBALD (1929) als *T. rosea* beschriebene Art wird vorgeschlagen: *Tetraneura theobaldi* (THEOBALD 1929) nom. nov.
4. Die Länge der larvalen Marg.- und Abd.-Borsten unterliegt starken, nicht saisonbedingten Schwankungen. Es wird in Diagr. 4 versucht, Umfang und Richtung dieser Variabilität darzustellen.

5. Der Variationsbereich der Nachbarart *T. longisetosa* schließt sich an den Variationsbereich von *T. ulmi* an. Beide Arten sind durch Übergänge miteinander verbunden.

Biologie

Wirte. Als Hauptwirt dient *Ulmus scabra* und *campestris*. Die Exules wurden an den Wurzeln und am Halmgrund folgender Pflanzen beobachtet: *Agropyrum repens* (26 ×); *Agrostis tenuis* (2 ×); *Alopecurus pratensis* (1 ×), *A. myosuroides* (1 ×); *Apera spicaventi* (1 ×); *Hordeum murinum* (1 ×), *H. vulgare* (1 ×); *Lolium multiflorum* (1 ×), *L. perenne* (11 ×); *Arrhenatherum elatius* (3 ×); *Avena sativa* (3 ×); *Brachypodium pinnatum* (1 ×); *Bromus mollis* (2 ×); *Calamagrostis* spec. (1 ×); *Corynephorus canescens* (5 ×); *Dactylis glomerata* (7 ×); *Festuca ovina* (6 ×), *F. glauca* (2 ×), *F. rubra* (2 ×), *F. pratensis* (3 ×); *Holcus lanatus* (4 ×), *H. mollis* (3 ×); *Nardus stricta* (10 ×); *Poa annua* (8 ×), *P. pratensis* (4 ×), *P. trivialis* (1 ×); *Phleum pratense* (1 ×); *Sesleria coerulea* (3 ×); *Setaria viridescens* (4 ×); *Trisetum flavescens* (1 ×); *Triticum vulgare* (2 ×); *Zea mays* (1 ×).

Ferner 2 vereinzelte Funde an unterirdischen Trieben von *Sedum spurium* und *Sedum* spec. BOERNER (1952) erwähnt ferner noch *Secale*, *Panicum*, *Andropogon*, *Deschampsia* und *Eragrostis*, MARCHAL (zit. nach BOERNER 1952) erwähnt, daß in Frankreich *Tetraneura ulmi* ebenfalls an *Sedum* beobachtet worden ist.

Wirtsbindung. Eine Bindung der Populationen an bestimmte Wirte scheint nicht zu bestehen, da die durchgeführten Übertragungsversuche (von *Agropyrum* auf *Bromus*, von *Lolium* auf *Poa*, von *Nardus* auf *Lolium* und *Poa* usw.) alle erfolgreich verliefen. Die Wirtsbindung der *Sedum*-Populationen konnte nicht geprüft werden. Im Beobachtungsgebiet erfolgte die Neugründung von Kolonien durch Emigranten bevorzugt an *Agropyrum*, *Poa annua* und *Setaria viridescens*.

Holozyklus und Parazyklus. Zahlreiche Autoren erwähnen das Vorkommen eines Parazyklus bei *T. ulmi*. Ob die Anholozyklie in manchen Populationen bereits genetisch fixiert ist, kann nur durch langjährige Versuche, die sich im Rahmen dieser Arbeit nicht ausführen ließen, geklärt werden. Die Tatsache, daß im Karwendelgebiet (in 1800 m Meereshöhe) und in den Oetztaler Alpen (in 2200 m Meereshöhe), also in Höhenlagen, wo der Hauptwirt nicht mehr vorkommt, noch virginogene Populationen gesammelt werden konnten, läßt vermuten, daß sich der Parazyklus wie bei den Fordinen über einen längeren Zeitraum hin zu halten vermag. Da im Beobachtungsgebiet die Exules während des ganzen Jahres in etwa gleichbleibender Häufigkeit gefunden wurden, kommt der Migration für den Massenwechsel der Nebewirtspopulationen keine große Bedeutung zu. Von 48 Populationen, die während der Zeit der herbstlichen Rückwanderung gesammelt wurden, besaßen nur 8 Sexupare oder Nymphen, aber auch hier erfolgte kein restloses Abwandern zum Hauptwirt mehr.

Jahreszyklus. Aus den am Stamm von *Ulmus* abgelegten Winteriern schlüpfen im April die jungen Fundatrices. Sie bilden auf der Oberseite der sich entfaltenden Blätter bohnenförmig gestaltete, glattwandige und allseits geschlossene Beutelgallen. In diesen wachsen die Fundatrigenien heran, die sich alle zu geflügelten Emigranten entwickeln. Bei der gelegentlich auf-

tretenden Form *personata* besitzen die Fundatrigenien bereits eine Reihe von Merkmalen, die von der Nominatform erst in der folgenden Generation erworben werden. Die reifen Gallen öffnen sich mit einem seitlichen Porus. Im Beobachtungsgebiet erfolgte der Überflug der Emigranten von Mitte Juni bis Mitte Juli.

Da die Emigranten, nachdem sie am Halmgrund des Wirts einige Jungtiere abgesetzt haben, zu anderen Wirten weiterfliegen, vermögen sie mehrere Kolonien zu gründen. Nach HILLE RIS LAMBERS (1950) wird die Nachkommenschaft in einer dünnwandigen Eihülle, aus der die Junglarven erst nach 15–60 Min. schlüpfen, abgelegt. Bereits Ende Juli werden in den virginogenen Kolonien Sexupare ausgebildet. Die letzten sexuparen Geflügelten an Graswurzeln wurden Mitte Oktober gefunden. Die zu *Ulmus* zurückgewanderten Sexuparen setzen die Sexuales zwischen den Spalten der Borke des Stammes ab. Die Weibchen bilden jeweils nur ein Winterei aus, das nach dem Tod des Muttertiers noch von dessen Cuticula umhüllt bleibt.

Die parazyklischen Kolonien überwintern — vorwiegend als Larve oder subadult — zumeist in Ameisenhaufen (*Lasius flavus* und *niger*, 13 Funde). Es ist jedoch auch eine Überwinterung außerhalb von Ameisenbauten möglich (2 Funde frei im Boden, 2 Funde an Graswurzeln). Zu Anfang April beginnt das Auswandern aus den Ameisennestern. Nur ein kleiner Teil der Populationen (von 118 nur 10 = 8 %) wurde auch während des Sommers in *Lasius*-Nestern angetroffen. Virginopare Geflügelte wurden von Mitte Mai an beobachtet, sie traten verhältnismäßig selten auf (nur in 7 % der während des Sommers gesammelten Populationen). Gegen Ende August erreichte die Individuenzahl in den einzelnen Kolonien ihren Höhepunkt (teilweise über 100 Tiere). Im November wurden die nicht zu den Hauptwirten abgewanderten Populationen großenteils in Ameisenbauten eingetragen.

Beziehungen zu Ameisen. Folgende Arten wurden beim Besuch oder bei der Pflege von *T. ulmi* angetroffen:

Lasius flavus (47 ×), *L. niger* (14 ×), *L. mixtus* (5 ×), *L. alienus* (2 ×); *Formica rufa* (1 ×), *F. fusca* (3 ×); *Myrmica laevinodis* (4 ×); *Tetramorium caespitum* (2 ×); *Solenopsis fugax* (1 ×). Von insgesamt 155 beobachteten Kolonien (Exules) wurden 79 = 50 % zusammen mit Ameisen gefunden.

Parasiten und Räuber. Bei 11 Populationen (= 7 %) wurde Parasitierung durch Aphidiiden, Gen. *Aphidius*, festgestellt. (Befallszeit: Ende April bis Ende Oktober, Befall auch bei Ameisenbesuch.) In den einzelnen Kolonien waren durchschnittlich 50–80 % der Ad. parasitiert. Dreimal wurden in den Kolonien Syrphidenlarven angetroffen (*Heringia maculipennis* MEIGEN). Einmal wurden parasitierende Trombidiidenlarven festgestellt (*Allothrombium fuliginosum* HERMANN).

Besiedelte Biotope. Die Art ist außerordentlich eurytop. Sie wurde noch in großer Höhenlage angetroffen: In den Ötztaler Alpen im Bereich der alpinen Zwergstrauchheide (2200 m Meereshöhe), in Nestern von *Formica fusca*!; im Karwendelgebiet in alpinen Grasfluren (1600 m Meereshöhe) und im Hochschwarzwald in der montanen Mattenregion (1100 m). Die Art wurde häufig gefunden in Grünlandgesellschaften aller Art (Wiesen und Weiden), in Trocken- und Steppenrasen, in Magerrasen und Unkrautgesellschaften. Gelegentlich wurde die Art in extrem trocken-heißen Biotopen gefunden: in der Silbergrasflur (auf Sanddünen) und in der Serpentinfelsheide (an

stark exponiertem Standort). Zahlreiche Funde stammen aus Getreidefeldern (Weizen, Gerste, Hafer, Mais). Feuchte und schattige Biotope (Auwälder, Laubmischwälder usw.) werden von *T. ulmi* gemieden. Hier wird die Art durch *T. longisetosa* vertreten.

Fundorte (Exules): Mittelfränkisches Becken, Fränkische Jura, Fichtelgebirge, Maingebiet, Pfälzer Bergland, Oberrheingebiet, südl. Schwarzwald, Ostschweiz, Schwäbisch-Bayerische Hochebene, nördliche Kalkalpen, Zentralalpen.

Tetraneura longisetosa DAHL 1912

Syn.: *Tycheoides longisetosa* DAHL 1912.

Untersuchtes Material: 9 Präparate der Sammlung BOERNER (davon enthalten 8 nur Tiere der fundatrigenen Serie. Ein Vermerk über eine Zucht der Exules findet sich nicht. Offenbar sind die Populationen wegen der langborstigen virginogenen Junglarven zu *T. longisetosa* gestellt worden. Eine Gewähr dafür, daß hier wirklich diese Art vorliegt, besteht nicht). 14 eigene Funde.

Ad. Exul (ungeflügelt)

Himbeerfarben bis blaßgelborange. Beim Heranwachsen der Embryonen Farbwechsel von braunrot zu gelbbraun. Kopf, P. Thor., Extremitäten und Analregion braun. Bau und Anordnung der Wachsdrüsen wie bei *T. ulmi*. Die marg. Drüsengruppe des 7. Tergits nur mit einem einreihigen Fazettenring. Die Beborstung unterliegt außerordentlichen Schwankungen:

Marg.-Borsten: 0,03–0,15 (0,21) bei fast allen Tieren ausgebildet

Spin.-Borsten: 0,03–0,12 (0,18) bei fast allen Tieren ausgebildet

Pleur.-Borsten: 0 —0,06 (0,18) fehlt bei etwa der Hälfte der untersuchten Populationen.

Bei einer Population waren neben der marg., spin. und pleur. Borstenreihe noch zahlreiche weitere Längsreihen vorhanden. (Gesamtzahl = 20). Die Borsten waren hier auffallend kräftig. (Länge 0,18–0,21).

Einige Ad. trugen nur kurze Borsten wie *T. ulmi*. Da hier aber noch die Dritt- und Viertlarven langborstig waren und die Tiere in dem von *T. longisetosa* bewohnten Biotop gefunden wurden, werden sie zu dieser Art gerechnet. Ant. 5-, selten 6gl. Rhin. wie bei *T. ulmi*. Nur Triommatidien. Analregion, Gonapophysen, Rüssel und Siphonen wie bei *T. ulmi*.

Körperl.	1,85–2,50	Ant.-Gl.	I	0,049–0,073	
Körperbr.	1,20–2,20	"	II	0,049–0,073	
Rüssel	0,48–0,70	"	III	0,060–0,097	
Ant.	0,34–0,47	"	IV	0,104–0,164	
		"	V	0,060–0,091	
					Nebenrhin. fehlen

Exul, Erstlarve

Ockerbraun bis gelblichorange. Siphonen fehlen. Drüsengruppen wie beim Ad. Ant. 5gl. Die beiden Endgl. mit querverlaufenden Dörnchenreihen. Rüssel bis zur Abd. Mitte reichend. Marg.- und Spin.-Borsten lang. Meist sind auch die Pleur.-Borsten (0,03–0,09) deutlich entwickelt.

Marg.-Borsten auf Tergit 1 = 0,075–0,115

" " " " 4 = 0,060–0,125

" " " " 7 = 0,100–0,150

Spin.-Borsten auf Tergit 1	=	0,030—0,090
” ” ” ” 4	=	0,055—0,110
” ” ” ” 5	=	0,060—0,115
” ” ” ” 6	=	0,075—0,125
” ” ” ” 7	=	0,085—0,150

Abgrenzung der *T. longisetosa* von *T. ulmi*

Da die diagnostisch bedeutsamen larvalen und imaginalen Merkmale nicht immer übereinstimmend ausgeprägt sind (Populationen mit langborstigen Ad. können kurzborstige Larven besitzen und umgekehrt), gibt es eine Reihe von Kolonien, bei denen eine Zuordnung zu einer der beiden Arten auf Schwierigkeiten stößt. Bei der Bestimmung des eigenen Materials wurde versucht, sowohl die larvalen als auch die imaginalen Merkmale zu benützen und gegeneinander abzuwägen, ferner wurde der Fundort berücksichtigt. (*T. longisetosa* ist verhältnismäßig stenoeck).

Der morphologische Variationsbereich von *T. ulmi* ist wesentlich weiter als der von *T. longisetosa* (larvale Borstenlänge; Ausbildung der marg. Drüsen auf Tergit 7; Längenmaße). Ebenso ist die oekologische Valenz und der normalerweise besiedelte Wirkkreis bei *T. ulmi* größer.

Dies deutet, zusammen mit dem Umstand, daß das *T. longisetosa* kennzeichnende Artmerkmal andeutungsweise bereits im Variationsbereich von *T. ulmi* auftritt, darauf hin, daß *T. longisetosa* von einer *T. ulmi*-ähnlichen Stammform abzuleiten ist. Die Entstehung dieser Art kann als Folge einer oekologischen Spezialisierung und einer damit zusammenhängenden Eingengung der ursprünglichen Variationsbreite gedacht werden. Dabei sind die mutmaßliche Stammform und die abgeleitete Gruppe noch durch eine Reihe von Übergangsgliedern miteinander verbunden (Diagr. 4). Eine Auffassung der abgeleiteten Gruppe als eigene Art erscheint berechtigt.

Biologie

Wirte. Als Hauptwirt darf *Ulmus* angenommen werden (BOERNER 1952). Die virginogenen Kolonien saugten am Halmgrund und an den Wurzeln von *Brachypodium silvaticum*, *B. pinnatum*; *Deschampsia caespitosa*, *D. flexuosa*; *Festuca gigantea*, *F. ovina*.

Holozyklus und Parazyklus. Die fundatrigenen Generationen dieser Art sind bis jetzt nicht bekannt. Jedoch beobachtete BOERNER (1952), daß im Herbst sexupare Geflügelte ausgebildet wurden. Im Verlauf der eigenen Untersuchungen wurde nur einmal (Mitte August) eine Nymphe gesammelt. Ein großer Teil des eigenen Materials wurde im Herbst und Frühjahr gefunden. Abwandernde Kolonien wurden nicht beobachtet. Deshalb kann angenommen werden, daß, zumindest im eigenen Beobachtungsgebiet, die Art vorwiegend parazyklisch ist.

Jahreszyklus der Exules. Überwinternde Tiere, vor allem Larven und Subadulte, wurden in den Nestern von *Myrmica ruginodis* gefunden. Sie saugten dort, in unmittelbarer Nachbarschaft der Ameisenlarven, an Graswurzeln. Während des Sommers wurden die Kolonien nur außerhalb von Ameisenhaufen angetroffen. Mitte August wurde in einer Population eine sexupare Nymphe beobachtet. Geflügelte Virginopare konnten nicht gefunden werden.

Beziehungen zu Ameisen. Folgende Ameisenarten wurden beim Besuch oder bei der Pflege der *T. longisetosa* beobachtet:

Myrmica ruginodis (1 ×), *M. laevinodis* (1 ×); *Lasius niger* (1 ×), *Tetranorium caespitum* (1 ×). Damit wurden von 14 beobachteten Populationen nur 4 zusammen mit Ameisen beobachtet.

Räuber und Parasiten wurden nicht beobachtet.

Besiedelte Biotope. Die stenotope Art ist weitgehend an feuchte und schattige Orte gebunden. Sie wurde von DAHL (1922) in einem mäßig feuchten Kiefernwald im Moos gesammelt. BOERNER (1952) fand die Art an *Festuca gigantea*, also ebenfalls in einem Waldbiotop. Das eigene Material stammt aus feuchten Erlenbruchwäldern (aus *Deschampsia*-Horsten), Eichen-Hainbuchenwäldern (von *Brachypodium*), teilweise auch von den Rändern feuchter Waldgräben. Gelegentlich wurden die Tiere in walddahem Ödland (auch hier an Waldgräsern: *Brachypodium* usw.) angetroffen.

Fundorte: DAHL (1912) beschrieb die Art aus der Mark Brandenburg. Von BOERNER (1952) wurde sie im Naumburger Gebiet wieder aufgefunden. Eigene Funde aus Mittelfranken (Erlangen), aus dem Pfälzer Bergland (Kirchheimbolanden) und aus der Bayrischen Hochebene (Ammerseegebiet).

Trib. Pemphigini BOERNER

Diagnose für die virginogenen Formen: Porenplatten nicht ring- oder rosettenförmig, sondern aus zahlreichen Einzelplatten zusammengesetzt. Porenplatten fehlen bei den normal entwickelten ungeflügelten Exules meist auf dem Kopf, immer auf dem Thor. und den beiden vorderen Abd.-Segm. L₁ mit je einer spin., pleur. und marg. Borstenreihe und mit einer mehr oder weniger deutlichen Einschnürung zwischen den letzten Ant.-Gl. Prim.-Rhin. gewimpert. Tarsen aller Beine 2-gl. Krallborsten der virginogenen L₁ kurz und gerade. Ungeflügelte ohne Siphonen. Sek.-Rhin. der Geflügelten schmal und spangenförmig. Gonapophysen 2–3 höckrig, oft undeutlich. Fundatrix und Fundatrigenien, soweit bekannt, auf *Populus*.

Übersicht über die hier behandelten Arten⁸

Gen. *Thecabius* KOCH

T. affinis KALTENBACH Virginogenien an Wurzeln
von *Ranunculus*

Gen. *Parathecabius* BOERNER

P. stammeri nov. spec. Virginogenien an Wurzeln
von *Lysimachia vulgaris*

P. lysimachiae BOERNER Virginogenien an Wurzeln
von *Lysimachia nummularia*

⁸ Es werden im folgenden nur diejenigen Arten behandelt, über die eigenes Material vorliegt und deren systematische Stellung gesichert erscheint. Nicht berücksichtigt werden *Mimuria ulmiphila* DEL GUERCIO 1917 (an *Ulmus*-Wurzeln, nur virginogen bekannt), die beiden bisher nur einmal beobachteten alpinen Arten *Parathecabius saliciradicis* BOERNER 1950 und *P. cerastidis* BOERNER 1950, ferner – mit Ausnahme von *P. bursarius* und „*bursarius*-ähnlichen“ Formen – die Vertreter der Gattung *Pemphigus*, da hier eine Trennung der Wurzelgenerationen der einzelnen Arten nicht gelang.

Gen. *Pemphigus* HARTIG*P. bursarius* L.. . . . Virginogenien an Wurzeln
von Compositen*P. bursarius*-ähnliche Formen Virginogenien an Wurzeln von
Rosaceen, Umbelliferen, Grami-
neen, Cyperaceen, Papilionaceen

Zur Phylogenie der Pemphigini

Die in der Tribus der Pemphigini vereinigten Gattungen bieten zwar ein nicht so einheitliches Bild wie die Vertreter der *Tetranneurini*, es kann aber eine monophyletische Entstehung der Gruppe, vielleicht abgesehen von den noch wenig bekannten Gattung *Mimeuria* BOERNER (1952), als gesichert gelten (gleicher Hauptwirt, gemeinsame Eigentümlichkeiten in der Biologie, weitgehende morphologische Entsprechungen bei den Exules).

Als am stärksten abgeleitete Gattung muß *Pemphigus* betrachtet werden (stärkste Rückbildung der Fundatrix: Verlust der Kopfdrüsen, 4-gl. Ant., gleichzeitig stark differenzierte Galle). Die weniger weit abgewandelte *Thecabius*-Fundatrix (mit Kopfdrüsen, 5-gl. Ant., Galle relativ einfach) zeigt, daß die Trennung der einzelnen Gattungen zu einem Zeitpunkt erfolgt sein muß, in dem die Generationenfolge noch weniger differenziert und die am Hauptwirt gebildete Galle weniger spezialisiert war.

Die Exules der Tribus lassen sich in eine morphologische Reihe einordnen (Tab. 3).

Tabelle 3

Morphologische Differenzierung bei den ungeflügelten Exules der Pemphiginen

	<i>Thecabius affinis</i>	<i>Parathecabius stammeri</i>	<i>lysimaehiae</i>	<i>Pemphigus bursarius</i>
Ant. d. L ₁	5-gl.	4-gl.		
Ant.- Einschnürung bei L ₁	wenig deutlich			stark ausgeprägt
Ant. d. Ad.	immer 6-gl.		6-gl. (5-gl.)	5-gl. (6-gl.)
Porenplatten	etwa gleich groß			verschieden groß
Positive Allometrie des Ant.-Gl. III	sehr stark	stark, III meist noch bedeutend länger als das Endgl.	schwach, III nur halb so lang wie das Endglied	schwach, III nur halb so lang wie das Endglied
Kopfdrüsen	meist vorhanden	selten vorhanden	fehlen immer	
Gona- pophysen	deutl. sklerotis. Dörnchen ca. 0,020	sklerotisiert Dörnchen ca. 0,009	sehr schwach sklerotisiert Dörnchen ca. 0,006, oft undeutlich	nicht sklerotisiert Dörnchen ca. 0,005, oft undeutlich

Wenn man den starken Ausbildungsgrad der Gonapophysen, das Vorkommen von Kopfdrüsen und die Einheitlichkeit der abd. Drüsenplatten als ursprüngliche Merkmale wertet und die 5- bzw. 4-Gliedrigkeit der Ant. als Abbauerscheinung, die larvale Ant.-Einschnürung hingegen als Neubildung auffaßt, so findet man bei den Exules die gleiche morphologische Entwicklungstendenz wie bei den Fundatrices.

Bemerkenswert ist dabei die Zwischenstellung der Gattung *Parathecabius*, deren Vertreter teils Anklänge an die verhältnismäßig ursprüngliche Gattung *Thecabius* zeigen und teils eine auffallende Ähnlichkeit mit den stärker abgeleiteten *Pemphigus*-Arten aufweisen. Da hier die fundatrigenen Formen nur teilweise bekannt sind (und zum Teil vielleicht endgültig in Verlust gerieten), kann eine sichere Aussage über eine etwaige polyphyletische Entstehung der Gattung nicht gemacht werden.

Etwas gestört wird das Bild der vermuteten Verwandtschaftsreihe *Thecabius*—*Parathecabius*—*Pemphigus* durch die bei den einzelnen Arten besprochene und als Verschiebung bestimmter Differenzierungsstufen gedeutete Variabilität der einzelnen Generationen.

Während bei den Gattungen *Thecabius* und *Parathecabius* Monophagie oder Oligophagie herrscht, sind die wirtswechselnden *Pemphigus*-Arten oligophag oder pleophag. Die weniger strenge Wirtsbindung einzelner *Pemphigus*-Arten scheint die Ursache zu sein für das Entstehen jener aberanten lokalen Populationen, die sich dem systematischen Zugriff einstweilen entziehen und in der vorliegenden Arbeit als „*P. bursarius*-ähnliche“ Gruppe zusammengefaßt worden sind.

Bestimmungsschlüssel für die ungeflügelten Exules der im folgenden behandelten Pemphigini

- 1 (2) Ad. mit 6-gl. Ant. Rüsselende mit 2 ventralen Längsreihen von je 3—4 Borsten. Ant. der L₁ 5-gl. An Wurzeln von *Ranunculus*.
. . . *Thecabius* KOCH
Th. affinis KALTENBACH
- 2 (1) Ad. mit 5- oder 6-gl. Ant. Rüsselendgl. nur mit 6 Terminalborsten und 2 prox. Dörnchen. Ant. der L₁ 4-gl.
- 3 (6) Porenplatten der Ad. auf dem 3. Tergit groß (größter Durchmesser so groß oder um ein Mehrfaches größer als der Abstand zwischen den spin. und pleur. Platten auf Tergit 3). Einschnürung vor dem letzten Ant.-Gl. bei den L₁ wenig deutlich. (Das nicht sklerotisierte Zwischenstück etwa = dem 0,12 Teil des Endgl.) Endgl. relativ schmal, mindestens 3mal so lang wie breit.
. . . *Parathecabius* BOERNER
- 4 (5) Körperl. der Ad.: 1,4—1,7. Kopfdrüsen fehlen. Ant. gelegentlich 5-gl. Gl. III höchstens halb so lang wie das Endgl. Rüsselendgl. 2 mal so lang wie breit. An Wurzeln von *Lysimachia nummularia*.
. . . *P. lysimachiae* BOERNER
- 5 (4) Körperl. der Ad.: 2,0—3,0. Kopf gelegentlich mit Drüsengruppen. Ant. stets 6-gl. Gl. III höchstens um ein Sechstel kürzer, meist aber deutlich länger als das Endgl. Rüsselendgl. 2,3—2,4mal so lang wie breit. An Wurzeln von *Lysimachia vulgaris*.
. . . *P. stammeri* nov. spec.

- 6 (3) Porenplatten der Ad. auf dem Tergit 3 klein, ihr größter Durchmesser um ein Mehrfaches kleiner als der Abstand zwischen den pleur. und spin. Platten. Einschnürung vor dem letzten Ant.-Gl. bei den L_1 deutlich. (Das nicht sklerotisierte Zwischenstück etwa = 0,2.—0,35. Teil des Endgl.) Endgl. plump, etwa 2—3mal so lang wie breit.

. . . *Pemphigus* HARTIG
P. bursarius L. und „*bursarius*-ähnliche“ Formen.

Gen. *Thecabius* KOCH 1856

Typ. auct.: *Thecabius populneus* KOCH (= *Pemphigus affinis* KALTENBACH 1843)

Diagnose: 1. Fußgl. der Geflügelten an Vorder- und Mittelbein mit Sinnesstift. Porenplatten der Fundatrigenien in 6 Längsreihen, mit Plattenborste. Fundatrix mit 5, Exules mit 6 Ant.-Gl. Fundatrix, Exules und Sexupare mit Drüsengruppen auf dem Kopf. Fundatrix und Fundatrigenien leben getrennt in verschiedenen Gallen an Pappel. Nur eine mitteleuropäische Art.

Thecabius affinis (KALTENBACH 1843)

Syn.: *Pemphigus ranunculi* KALTENBACH 1843.

Thecabius populneus KOCH 1856. *T. agnotus* BOERNER u. BLUNK 1916.

Untersuchtes Material: 11 Präparate der Sammlung BOERNER, 10 eigene Funde.

Ad. Fundatrix

(Beschreibung nach Material der Sammlung BOERNER und nach V. D. GOOT [1915]).

Mattgrün, Körper mit deutlichem Wachsflaum bedeckt, Gestalt rundlich oval. Wachsdrüsenplatten: 3—4 Paare auf dem Kopf, 4 spin. und 2 marg. auf dem P. Thor. Der restliche Thor. und Abd. Tergit 1—6 mit je 6, Tergit 7 nur mit 2 Platten, diese queroval, die übrigen rundlich. Ant. 5-gl., die prim. Rhin. mit Wimperkranz. Siphonen fehlen.

Körperl.	3,40—4,40	Ant.-Gl.	I 0,120	
Körperbr.	2,12—2,17	„	II 0,145	
Ant.	0,85	„	III 0,250—0,280	Sek. Rhin. fehlen
		„	IV 0,130	
		„	V 0,180	

Emigrans, Junglarve

Hell grasgrün, ältere Tiere gelb bis graugrün. Wachsdrüsenplatten: Kopf: 2 spin. Platten. P.- und Mt.-Thor. mit je 4, Ms.-Thor. mit 6 Platten. Abd.-Tergit 1—6: 6 Platten. Abd.-Tergit 7: 4 Platten. Die Drüsenplatten mit polygonal begrenzten Poren (fast regelmäßige Sechsecke). Jede Platte mit einer ca. 0,025 mm langen Borste. Platten rundlich bis oval, gegen den Kopf hin an Größe abnehmend. (Größter Durchmesser auf der Abd.-Mitte: 0,09 bis 0,12.) Ant. der L_1 5-gl. Die beiden prim. Rhin. mit Wimperkranz; das in die Länge gezogene dist. Rhin. so lang wie der Gl.-Halbmesser, das prox.

Rhin. klein und rundlich. Krallborsten schwach gebogen, die Klauen übertragend.

Ad. Fundatrigenie

Kopf, P.-Thor. und Extremitäten schwarzbraun, Abd. grünlich. Porenplatten auf dem Kopf fehlend, auf den Thor.-Segm. je ein spin. Plattenpaar, auf den Abd.-Tergiten 1—7 je eine kleine, rundliche marg., eine oft reduzierte pleur. und eine queroval liegende spin. Platte. Die spin. Platten können in mehrere kleinere Drüsengruppen aufgeteilt sein. Auf Tergit 8 2 große ovale Spin.-Platten. Ant. 6-gl. Gl. III im prox. Teil etwas bauchig ausgeweitet und mit kleinem Zahn. Die sek. Rhin. sehr schmal, $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ des Gl.-Umfanges umspannend. Die beiden prim. Rhin. langoval (= dem halben Gl.-Umfang), mit deutlichen Wimperkränzen. Die letzten 3 Ant.-Gl. quervergingelt, mit Stiftchenreihen.

Flügelgeäder wie bei *Pemphigus*. Siphonen: sehr kleine, wenig deutliche Chitinringe vor der 6. marg. Porenplatte. Cauda mit 2 Supraanalborsten. 3 Gonapophysenhöcker vorhanden, die beiden randlichen groß, mit je 6—7 Borsten, die mittlere sehr klein, mit 2 Borsten.

Körperl.	2,50—3,00	Ant.-Gl.	I	0,085—0,100	Rhin. auf
Körperbr.	0,90—1,20	„	II	0,100—0,104	
Ant.	1,15—1,35	„	III	0,400—0,510	III 16—30
		„	IV	0,152—0,170	IV 4—9
		„	V	0,188—0,195	V 4—10 + 1
		„	VI	0,207—0,218	VI 0—7 + 1

Ad. ungeflügelter Exul

Schmutzig gelblichweiß, mit langer, seidig glänzender Wachsausscheidung; ovale, gewölbte Gestalt.

Porenplatten: auf dem Kopf 3 oder 4 in Querreihen angeordnete unregelmäßige Porengruppen. Auf dem Abd.-Tergit 3—6 je eine marg., pleur. und spin. Platte (alle queroval, größter Durchmesser 0,188—0,260), auf Tergit 7 nur 2 in die Länge gezogene spin. Platten. Die einzelnen Drüsenporen sind groß, rundlich, voneinander deutlich getrennt, mit rundem „Zentralkern“ in der Mitte. Die ganze Porengruppe wird von einem stärker chitinisierten Ring umgeben. Auf jeder Porenplatte sitzt eine (manchmal 2—3) Borste (ca. 0,025). Ant. 6-gl., das sehr stark entwickelte Gl. III gelegentlich mit ein oder 2 kleinen, runden Nebenrhin. Die prim. Rhin. mit Wimperkränzen, beide sind oval und umgreifen etwa $\frac{1}{3}$ des Gl.-Umfanges. Das Rüsselendgl. (Abb. 7 a) trägt außer den Terminalborsten auf der Ventralseite noch je eine Längsreihe von 2—3 Borsten. Die Analplatte mit schuppiger bis netzartiger Cuticularstruktur. 2 Gonapophysen vorhanden, jeweils mit 4—6 Borsten. Ein perianaler Borstenkranz (Trophobioseorgan) ist nicht ausgebildet.

Körperl.	2,10—2,75	Ant.-Gl.	I	0,080—0,120
Körperbr.	1,16—1,67	„	II	0,110—0,158
Rüssel	0,68—0,85	„	III	0,200—0,360
Ant.	0,82—1,30	„	IV	0,091—0,165
		„	V	0,140—0,250
		„	VI	0,188—0,242

Rüsselendgl.-Länge	0,109—0,127
Rüsselendgl.-Breite	0,067—0,073

Exul, Erstlarve

Grünlichgelb, Anordnung und Gestalt der Porenplatten wie bei den Ac. Ant. 5-gl., die prim. Rhin. bewimpert, das prox. Rhin. rundlich, das dist. Rhin. lang und schmal, $\frac{2}{5}$ des Gl.-Umfanges umspannend. Beborstung: I: 3, II: 2, III: —, IV: 3, V: 2 + Terminalborsten. Die „Einschnürung“ zwischen den beiden letzten Ant.-Gl. ist nur sehr undeutlich ausgeprägt.

Krallborsten grade, halb so lang wie die Klaue.

Ad. geflügelter Exul (virginopar)

Färbung wie bei den ad. Emigranten. Porenplatten: Kopf mit einem spin. Paar. P.-Thor. mit spin., pleur. und marg., Ms.- und Mt.-Thor. nur mit spin. und pleur. Platten. Auf dem Abd. 2 Typen von Porenplatten: Auf Tergit 3—6 je 4 querovale, auf Tergit 7 2 langgestreckte stark sklerotisierte Platten mit sehr kleinen polygonalen Poren und kleiner Plattenborste. Daneben normale Drüsenplatten mit großen und rundlichen Poren: Tergit 1—8 mit je einem spin. Paar (auf 1,2 [3] lang, schmal und quergestellt, auf [3], 4—7 rundlich, auf 8. wieder lang und schmal, aber nicht miteinander verschmelzend), kleine pleur. Platten auf (1) 2—7, große rundliche, gelegentlich weiter aufgeteilte marg. Platten auf 1—7.

Ant. wie bei den Emigranten, die sek. Rhin. auf III umspannen $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{5}$ des Gl.-Umfanges, das prox. prim. Rhin. ist so lang wie der Gl.-Durchmesser, das dist. prim. Rhin. umgreift den halben Gl.-Umfang. Ohne Siphonen. Flügelgeäder usw. wie bei den Emigranten.

Körperl.	2,29—2,75	Ant.-Gl.	I 0,097—0,115	Rhin. auf	
Körperbr.	0,70—0,92	„	II 0,115—0,140		
Ant.	1,24—1,35	„	III 0,358—0,430	III 16—22	
		„	IV 0,188—0,194	IV 5—7	
		„	V 0,205—0,241	V 0—6	+ 1
		„	VI 0,224—0,236	VI 0	+ 1

Ad. geflügelter Exul (sexupar)

Die Tiere gleichen morphologisch den geflügelten virginoparen Exules.

Körperl.	2,88—2,93	Ant.-Gl.	I 0,091—0,116	Rhin. auf	
Körperbr.	1,16—1,30	„	II 0,134—0,146		
Ant.	1,18—1,20	„	III 0,394—0,449	III 18—21	
		„	IV 0,164—0,188	IV 4—7	
		„	V 0,187—0,212	V 1—2	+ 1
		„	VI 0,207—0,242	VI 0	+ 1

Sexuales (Erstlarven)

Ohne Rüssel. Porenplatten nicht erkennbar. Krallborste gekrümmt, die Klaue überragend. Ant. 4-gl. (bzw. angedeutet 5-gl.). Die beiden prim. Rhin. deutlich.

Vergleich des eigenen Materials mit Literaturangaben

Verglichen wurde das eigene Material mit den Angaben von MORDVILKO (1935) (europ. Rußland), TULLGREN (1909) (Südschweden), VAN DER GOOT (1915) (Niederlande) und THEOBALD (1929) (England). Die Abweichungen bei den gemessenen Werten und den Rhin.-Zahlen sind teilweise beträchtlich.

MORDVILKOS russisches Material zeichnet sich durch wesentlich höhere Rhin.-Ziffern aus.

Drüsenplatten auf dem Kopf der Emigranten finden sich nur bei MORDVILKOS und bei dem eigenen Material. Einige Autoren erwähnen die spin.-Thor.-Platten nicht. Sexupare, die neben dem normalen großporigen Drüsen-typ noch einen zusätzlichen abd. Porenplattentyp aufweisen (von VAN DER GOOT irrtümlich als Muskelplatten gedeutet) scheinen bei MORDVILKOS Tieren zu fehlen („die dorsalen Drüsengruppen im allgemeinen wie bei den Emigranten“). Dies deutet auf eine weniger starke Differenzierung der Generationenfolge bei den osteuropäischen Populationen hin.

Die morphologische Differenzierung der Generationenfolge

Wie bei *Pemphigus bursarius* (vgl. dort) läßt der Jahreszyklus eine schrittweise mannigfaltiger werdende morphologische Ausprägung erkennen. Indessen setzt bei *Thecabius* diese morphologische Entfaltung bei einer weniger stark rückgebildeten Ausgangsform ein. (Die *Thecabius*-Fundatrix besitzt beispielsweise noch einen Ant.-Typ, dessen Ausbildung bei *Pemphigus* erst wieder von den Exules erreicht wird.) Die der Fundatrix folgenden Generationen zeigen eine stufenweise reichere morphologische Ausbildung (Zahl und Längenverhältnis der Ant.-Gl., Zahl der sek. Rhin., Zahl, Verteilung und Ausbildungsgrad der Porenplatten). Die stärkste Differenzierung ist bei den virginogenen Geflügelten erreicht.

Die bei *Thecabius* vorkommenden virginoparen Geflügelten entsprechen morphologisch weitgehend den Sexuparen. Lediglich die Zahl der sek. Rhin. auf den Ant.-Endgl. erlaubt es, die entsprechenden Morphen in eine Differenzierungsreihe einzuordnen:

Emigrans	V: 4	(6—10),	VI: 0—4	(4—7)
virgp. Gefl.	V: 0—6	(0—2),	VI: 0	(0)
Sexupara	V: 0—2	(0),	VI: 0	(0)

(In Klammern: die von MORDVILKO [1935] angegebenen Zahlen.)

Biologie

Wirt. Hauptwirt ist *Populus nigra* und *italica*. Als Nebenwirt dient *Ranunculus*. Eigene Funde stets nur an *R. acer* und *bulbosus*, BOERNER (1952) gibt weiterhin auch *R. flammula*, *repens* und *sceleratus* an.

Holozyklus und Parazyklus. Es wurden im Herbst zum Hauptwirt abwandernde und auch anholozyklisch überwintrende (BOERNER 1952, MORDVILKO 1935) Populationen beobachtet. Über das Häufigkeitsverhältnis von Holozyklus und Anholozyklus kann auf Grund der geringen eigenen Funde keine Angabe gemacht werden.

Jahreszyklus. Die Fundatrices leben in kleinen, abwärts gebogenen Blattrandfalten an *Populus*. Die fundatrigena Generation bewohnt taschenartig längs der Mittelrippe nach unten gebogene Blätter. Das Überwandern der Emigranten zum Nebenwirt erfolgte im Beobachtungsgebiet Ende Juni und Anfang Juli. Die den Sommer über gefundenen Tiere saugten an Stengeln und Ausläufern, dicht über dem Boden. Die Larven sind oft von einer gemeinschaftlichen Hülle seidig glänzender Wachswolle umgeben. Die sexuparen Geflügelten wurden Mitte Oktober an Pappelstämmen (auf der Rinde) beobachtet, eigentümlicherweise wurden mit diesen zusammen auch virginopare Geflügelte gefunden. (Ein ähnlicher Fall wird von VAN DER GOOT

[1913] berichtet.) Vielleicht drückt sich in dieser Erscheinung eine gewisse Tendenz zur Reduktion des Holozyklus aus. Die Sexuales werden zwischen den Rissen der Borke abgesetzt, hier erfolgt auch die Begattung und die Eiablage.

MORDVILKO (1935) beobachtete, daß gegen Jahresende die am Nebenwirt gebliebenen ad. Exules absterben und lediglich — meist in Blattscheiden — die ersten Larvenstadien (= „fundatrices spuriae“, durch schmalere Körperbau, kürzere Ant. und andere Ant.-Gl.-Proportionen von den normalen Exules abweichend) erfolgreich zu überwintern vermögen. Dem gegenüber überdauerten im Beobachtungsgebiet Tiere jeden Stadiums den Winter. Im Gegensatz zu den Sommerpopulationen leben diese Kolonien aber unterirdisch. Sie entsprechen morphologisch weitgehend den Sommerpopulationen.

Ameisenbesuch, Parasiten und Räuber wurden nicht beobachtet.

Besiedelte Biotope: Die Art war nicht selten in mäßig feuchtem bis feuchtem Grasland, in Unkrautgesellschaften und an etwas beschatteten Örtlichkeiten (Waldrändern usw.).

Fundorte: Mittelfränkisches Becken, fränkischer Jura, Maingebiet, Pfälzer Bergland, Ostschweiz.

Gen. *Parathecabius* BOERNER 1950

Typus auct.: *Thecabius lysimachiae* BOERNER 1916.

Diagnose: (BOERNER 1950): „*Parathecabius* n. g. Von *Thecabius* KOCH durch virginogene Junglarven mit 4-gl. Fühlern mit kurz gestieltem Endgl. abweichend.“ Virginogene Junglarven mit undeutlicher Einschnürung zwischen den letzten Ant.-Gl. Porenplatten der Exules auf den Tergiten 3–6 etwa gleich groß, der Abstand zwischen den spin. und pleur. Platten ist auch auf dem 3. Tergit noch kleiner als der jeweils größte Plattendurchmesser.

Die Gattung stellt ein Bindeglied zwischen *Thecabius* und *Pemphigus* dar. *Parath. stammeri* erinnert noch stark an jene, *P. lysimachiae* an diese Gattung. Die Abgrenzung gegen *Thecabius* erfolgt leicht mit Hilfe der Ant.-Gl. der virginogenen Junglarven; von *Pemphigus* unterscheidet sich die Gattung durch den Bau der Fühler der virginogenen Junglarven und durch die Größenverhältnisse der abd. Porenplatten bei den ad. Exules.

Parathecabius stammeri nov. spec.

Untersuchtes Material: Bisher nur von einem Fundort bekannt.

Diese an *Lysimachia vulgaris* gefundene Pemphigine weist die Gattungsmerkmale von *Parathecabius* auf. Die Tiere lassen sich wegen der Ausbildung ihrer Ant., der Kopfdrüsen, des Rüssels und wegen ihrer Körpergröße weder an *P. lysimachiae* BOERNER, noch an die beiden alpinen Arten *P. cerastii* BOERNER und *P. saliciradicis* BOERNER anschließen. Ich benenne die Art nach meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. H. J. Stammer.

Typenmaterial in meiner Sammlung.

Ad. Exul

Körper schmutzig gelblichweiß, Beine und Ant. rauchfarben. Kopfplatte, Cauda, Anal- und Genitalplatte schwach sklerotisiert. Abd.-Rücken mit seidig glänzender Wachausscheidung. Körpergestalt eiförmig bis länglich oval, gewölbt (Abb. 5a). Wachsdrüsenplatten: Gelegentlich auf der sklerotisierten Scheitelplatte des Kopfes 2 oder 4 Drüsengruppen, diese mit je einer Borste

und nur wenigen rundlichen Poren. Das Abd. mit je 4 spin. und pleur. großen, abgerundet rechteckigen Platten auf den Tergiten 3–6 und mit 2 in die Länge gezogenen Platten auf dem Tergit 7. Gegen die Abd.-Mitte zu nehmen die Platten an Größe etwas ab, aber auch bei den Platten auf Tergit 3 ist der

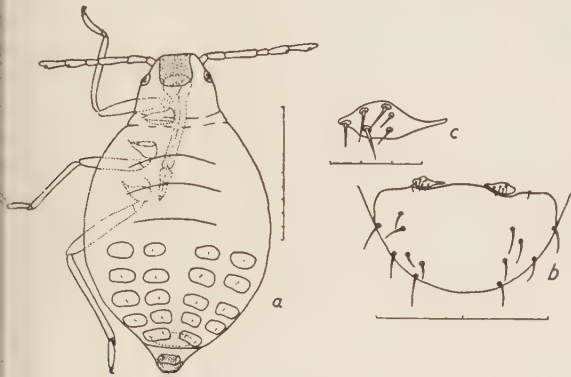


Abb. 5. *Parathecabius stammeri* nov. spec.

a Ad. Exul; b Analplatte und Gonapophysen des ad. Exul; c einzelne Gonapophyse. Maßstab: Teilstriche bei a und b = 0,1 mm, c = 0,01 mm

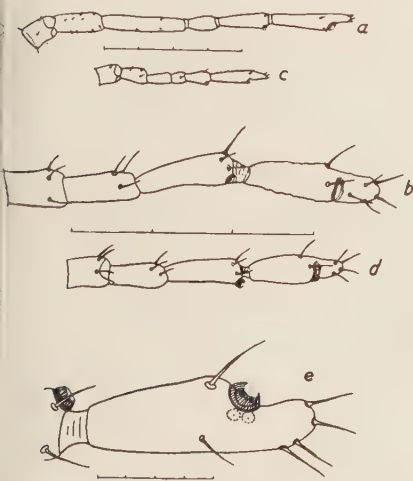


Abb. 6. Antennen der *Parathecabius*-Arten. a Ant. von *P. stammeri*, ad. Exul; b Ant. von *P. stammeri*, L₁; c Ant. von *P. lysimachiae*, ad. Exul; d Ant. von *P. lysimachiae*, L₁; e Ant. von *P. lysimachiae*, L₁, Endglied. Maßstab: Teilstriche in e = 0,01 mm, sonst 0,1 mm

größte Durchmesser (0,200 bis 0,230) mindestens ebenso groß, oft aber um das 2- bis 3fache größer als der Abstand zwischen den spin. und pleur. Platten dieses Tergits. Poren der Platten groß (Durchmesser ca. 0,012) und rund. Mit deutlichem Zentralkern. Auf jeder Platte eine Borste (ca. 0,030). Alle Platten sind von einem stärker chitinierten Ring umgeben. Ant. (Abb. 6a) stets 6-gl., das Gl. III meist länger als VI. Auf den beiden Endgl. je ein prim. Rhin. mit deutlichem Wimperkranz. Das prox. prim. Rhin. ist klein

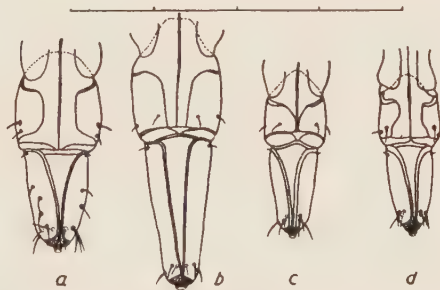


Abb. 7. Rüsselendglieder bei Vertretern der Pemphiginen. Die Abb. gibt ein Beispiel für die funktionsbedingte Abänderung einer Struktur: Der an einem teilweise verholzten Wirt lebende *P. stammeri* besitzt ein stärker entwickeltes Endglied als die übrigen, an nicht verholzenden Wirten lebenden Arten. a *Thecabius affinis*; b *Parathecabius stammeri*; c *Parathecabius lysimachiae*; d *Pemphigus bursarius*. Maßstab: Teilstriche = 0,1 mm

und rundlich, das dist. rundlich bis oval (Länge etwa = Gl.-Durchmesser). Die Ant.-Gl. sind zerstreut mit kurzen Borsten besetzt. Körper mit locker verteilten sehr kleinen Borsten, es sind 2 Gonapophysen mit 4–6 deutlich ausgebildeten Dörnchen vorhanden (Abb. 5b, c). Siphonen fehlen. Das Rüs-

selendgl. (Abb. 7b) ist lang und verhältnismäßig schmal, es trägt nur die 6 Terminalborsten und die beiden prox. Dörnchen.

Körperl.	2,05 —3,03	Ant.-Gl.	I	0,060—0,097	
Körperbr.	1,30 —2,00	"	II	0,103—0,140	
Rüssel	0,60 —0,95	"	III	0,121—0,309	Sek. Rhin.
Rüsselendgl.-L.	0,141—0,167	"	IV	0,060—0,097	fehlen
Rüsselendgl.-Br.	0,058—0,073	"	V	0,091—0,151	
H. Tibia	0,57 —0,93	"	VI	0,181—0,248	

Exul, Erstlarve

Ant. 4gl. (Abb. 6b); Ant.-Borsten: I: 3, II: 3, III: 3, IV: 2 + Terminalborsten. Das prox. Rhin. klein und rund, das dist. langoval (Länge = $\frac{2}{3}$ des Gl.-Durchmessers), mit Begleitrhin. Wimperkränze der beiden prim. Rhin. deutlich. Die Einschnürung zwischen den beiden letzten Ant.-Gl. ist nur schwach ausgeprägt. Krallborsten kurz, die halbe Klauenlänge nicht erreichend. Porenplatten wie bei den Ad., aber dichter gestellt.

Biologie

Wirt: Die Art ist bisher nur von *Lysimachia vulgaris* bekannt. Im Übertragungsversuch setzten sich die Tiere auf *L. nummularia* (= Wirt von *Parathecabius lysimachiae*) zwar fest und hielten sich etwa 2 Wochen, saugten aber nicht.

Holozyklus und Parazyklus: Es sind nur virginogene Generationen bekannt, Sexupare wurden nicht beobachtet. Die gefundene Population überwinterte anholozyklisch.

Jahreszyklus: Während des Sommers saßen die Tiere am Stengel und Stengelgrund des Wirtes und nur teilweise unterirdisch, inmitten des von ihnen ausgeschiedenen Wachses. Geflügelte Tiere wurden nicht angetroffen. Gegen Mitte November hatten die Tiere die oberirdischen Stengelteile verlassen und unterirdische Triebe, die Pfahlwurzel und feine Nebenwurzeln aufgesucht. Es wurden zu dieser Jahreszeit vor allem Erst- und Zweitlarven, aber nur noch wenig Alttiere gefunden. Das deutet auf eine vorwiegend in den frühen Larvenstadien erfolgende Überwinterung hin.

Ameisenbesuch wurde nicht beobachtet (Wachsausscheidung!, Fehlen eines perianalen Haarkranzes!).

Parasiten und Räuber: In den oberirdisch lebenden Kolonien wurde eine räuberisch lebende Neuropterenlarve (*Chrysopa spec.*) angetroffen.

Besiedelter Biotop: Mäßig feuchte, mit Brombeergebüsch bewachsene Stelle eines Bruchwaldes.

Fundorte: Mittelfranken (Dechsendorf bei Erlangen).

Parathecabius lysimachiae BOERNER 1916

Syn.: *Thecabius lysimachiae* BOERNER 1916. ? *Pemphigus glebae* JACKSON 1918.

Untersuchtes Material: 6 Präparate der Sammlung BOERNER, 2 eigene Funde.

Ad. geflügelter Emigrans

(Beschreibung nach Präparaten der Sammlung BOERNER).

Kopf, Thor. und Extremitäten chitiniert, Abd. weichhäutig. Flügelgäader: Pterostigma des V. fl. klein und schmal, Radialramus gebogen. Me-

dia einfach, im prox. Drittel undeutlich. Die beiden Cu. an der Basis getrennt, die beiden Queradern des H. Fl. ebenfalls getrennt, nur schwach divergierend. Mit spin., pleur. und marg. Porenplatten (in der Abd.-Mitte weitgehend undeutlich oder fehlend). Ant. 6gl., die Nebenrhin. schmal und spangenförmig, oft über $\frac{3}{4}$ des Gl.-Umfanges umspannend. Beborstung der Tiere nur spärlich und kurz. Cauda, Anal- und Genitalplatte nur schwach sklerotisiert, dicht mit Borsten (0,040–0,055) besetzt. 2 schwach chitinierte Gonapophysen mit je 5–7 kurzen (ca. 0,015) Borsten. Rüssel kurz, das 2. Coxengl. kaum erreichend.

Körperl.	2,30–2,40	Ant.-Gl.	I 0,073–0,089	Rhin auf:
Körperbr.	1,10–1,40	"	II 0,080–0,097	
Rüssel	0,47–0,51	"	III 0,330–0,360	III 15–17
Ant.	1,00–1,15	"	IV 0,150–0,165	IV 4–8
		"	V 0,160–0,180	V 5–7 + 1
		"	VI 0,280–0,300	VI 8–9 + 1

Ad. ungeflügelter Exul

Körper hellbräunlich oder grünlich grau. Kopf, Cauda, Anal- und Genitalplatte schwach sklerotisiert. Abd. mit seidig glänzender Wachsausscheidung. Gestalt länglich oval, schwach gewölbt. Wachsdrüsenplatten: je 4 (spin. und pleur.) eiförmige bis längliche auf den Tergiten 3–6, und 2 stark in die Länge gezogene auf dem 7. Tergit. Gegen die Abd.-Mitte zu werden die Platten etwas kleiner, aber auch bei den Platten des Tergits 3 erreicht der größte Plattendurchmesser (0,06–0,11) in der Regel noch den Betrag des Abstandes zwischen 2 benachbarten spin. und pleur. Platten. Größter Durchmesser der spin. Platten auf Tergit 6 etwa 2,5mal so groß wie der Abstand der Platten. Poren der Platten groß (Durchmesser ca. 0,008) und rund, mit deutlichem Zentralkern. Auf jeder Platte eine Borste (0,020–0,025). Alle Platten von einem stärker chitinierten Ring umgeben. Ant. (Abb. 6c) fast stets 6gl., wobei das Endgl. das bei weitem längste ist. Auf V und VI ist ein prim. Rhin. mit deutlichem Wimperkranz, das prox. Rhin. ist klein und rundlich, das dist. rundlich bis eiförmig (Länge ca. = Gliedhalbmesser).

Körper sehr spärlich mit kurzen Borsten besetzt. 2 Gonapophysen, jeweils mit 4–5 sehr kleinen Dörnchen (oft sind nur deren Sockel entwickelt). Siphonen fehlen. Rüsselendgl. (Abb. 7c) kurz und relativ breit. Es besitzt außer den 6 Terminalborsten und den beiden prox. Dörnchen keine Borsten.

Körperl.	1,36 –1,63	Ant.-Gl.	I 0,049–0,060	
Körperbr.	0,75 –0,98	"	II 0,060–0,080	Sek.
Rüssel	0,35 –0,76	"	III 0,055–0,086	Rhin.
Rüsselendgl.-L.	0,078–0,102	"	IV 0,037–0,055	fehlen
Rüsselendgl.-Br.	0,044–0,051	"	V 0,060–0,073	
		"	VI 0,140–0,170	

Exul, Erstlarve

Grünlich grau. Ant. (Abb. 6d, e) 4gl. Ant.-Borsten: I: 2–3, II: 3, III: 3, IV: 2 + Terminalborsten. Das prox. prim. Rhin. klein und rundlich, das dist. ist oval, es besitzt 2 kleine, mit kurzen Wimpern besetzte Begleitrhin. Der Haarkranz der prim. Rhin. deutlich. Die Einschnürung zwischen dem letzten und vorletzten Ant.-Gl. ist nur schwach ausgeprägt. Porenplatten wie bei den Ad., aber dichter gestellt.

Ad. geflügelter Exul (sexupar)

Die Sexuparen gleichen weitgehend den Emigranten, besitzen aber wesentlich weniger sek. Rhin. Rhin. auf Ant.-Gl. III: 7—8, IV: 2, V: 0 + 1, VI: 0 + 1.

Biologie

Wirte: Hauptwirt *Populus nigra* (BOERNER 1952). Nebenwirt ist *Lysimachia nummularia*.

Holozyklus: BOERNER beobachtete sowohl Haupt- als auch Nebengewirtsgenerationen. Die Populationen im Beobachtungsgebiet überwinterten anholozyklisch, die fundatrigen Serie wurde nicht gefunden.

Jahreszyklus: Nach BOERNER (1952) sind am Hauptwirt die Gallen „ähnlich denen von *Thecabius affinis*, aber die Fundatrigenien falten die Blätter auch zwischen den großen Fiederadern“.

Im Beobachtungsgebiet wurde die Art nur an einem Fundplatz angetroffen, wo die Populationen als anholozyklische Reihe 2 Jahre hindurch verfolgt werden konnte. Die Tiere saugten im Bereich der Blattachseln oder an den Wurzeln. Oft sind sie von einer gemeinschaftlichen Wachshülle umgeben (Schutz vor Benetzung). Geflügelte Virginopare wurden nicht beobachtet und werden auch in der Literatur nicht erwähnt. Die Überwinterung erfolgte vorwiegend im 2. Larvenstadium.

Ameisenbesuch, Parasiten und Räuber wurden nicht festgestellt.

Besiedelter Biotop: Waldwiese mit sickerfeuchtem, schwerem Lehmboden.

Fundort: Von BOERNER aus Lothringen beschrieben und in Kärnten und Thüringen wiedergefunden, eigene Funde nur aus Mittelfranken (Siegltzhof bei Erlangen).

Gen. Pemphigus HARTIG 1837

Typ.: (PASSERINI 1860) *Aphis bursaria* LINNAEUS 1758.

Syn.: *Byrsocrypta* HALIDAY 1838 (Typ WESTWOOD 1840 = Genotyp), *Aphioides* RONDANI 1848 (Typ. auct. = Genotyp), *Hamadryaphis* KIRKALDY 1904 (Typ. auct. = *P. spirothecae* PASSERINI 1860), *Kessleria* LICHTENSTEIN 1886 (Typ. auct. = *P. spirothecae* PASSERINI 1860).

Diagnose: Sinnesstift bei den Geflügelten nur am ersten Fußgl. des Vorderbeins oder auch hier fehlend. Porenplatte der Fundatrigenien in 4 Längsreihen. Fühler der Fundatrix 4gl. Kopf bei allen Generationen ohne Wachsdrüsen. Fundatrix und Fundatrigenien leben in gemeinsamen, anfangs völlig geschlossenen Blatt-, Blattstiel- oder Triebgallen an Pappel.

Eine Klärung der sehr verwickelten systematischen Verhältnisse dieser Gattung war im Rahmen der vorliegenden, sich mit unterirdisch-lebenden Aphiden befassenden Arbeit nicht möglich. Es werden deshalb hier nur die im Beobachtungsgebiet angetroffenen wurzelbewohnenden Formen behandelt.

Für *P. phenax* (BOERNER u. BLUNK 1916) wurde von BOERNER (1952) der Wirtswechsel abgeklärt. (Hauptwirt — *Populus*, hier längliche eiförmige Gallen an der Mittelrippe der Blätter, Nebenwirt: Wurzeln von *Daucus*. Junge Fundatrix rot. Diese Art unterscheidet sich zwar durch die Form der Galle und die Farbe der Fundatrix deutlich von *P. bursarius*, jedoch stimmen — wie ein Vergleich des BOERNERSchen und eigenen Materials zeigte — die Exules beider Arten morphologisch überein.

P. fuscicornis KOCH (1856) (Syn.: *Amycla* f.) An Wurzeln von *Chenopodium*, *Chamomilla* (?), *Beta*; wird von BOERNER 1952 anhand des Baues der Rhin. sexuparer Geflügelter (Rhin. mit deutlichen Randstreifen) und wegen der graugrünen Farbe der Ungeflügelten als eigene *Pemphigus*-Art beibehalten. BOERNERS Übertragungsversuch auf *Lampsana* und *Lactuca* (Wirt von *P. bursarius*) fiel negativ aus. Die ungeflügelten Exules gleichen auch hier völlig der Art *P. bursarius*.

P. passeki BOERNER (1952) wurde vom Wurzelstock von *Carum carvi*, „vielleicht sporadisch auch an *Daucus* und *Aegopodium*“ beschrieben. BOERNER kennzeichnet diese Art durch die Zahl der Supraanalborsten und durch die Rhin.-Verhältnisse (Sexupare). Da die diagnostisch wichtigen Merkmale der Tiere aus der Sammlung BOERNER eine gewisse Variabilität zeigen, wäre es wünschenswert, weiteres Material zu untersuchen. Die ungeflügelten Exules stimmen völlig mit *P. bursarius* überein.

P. similis BOERNER (1949) ist eine hochalpine, an Graswurzeln lebende und bisher nur von einem Fundpunkt bekannt gewordene Art, die sich als ungeflügelter Exul mit Hilfe ihrer Körpermaße von den übrigen *Pemphigus*-arten abtrennen läßt. Sämtliche eigenen *Pemphigus*-Funde von Gramineenwurzeln unterscheiden sich morphologisch von *P. similis*.

Pemphigus bursarius (LINNAEUS 1758)

Syn.: *Aphis bursaria* LINNAEUS 1758, *Eriosoma populi* MOSLEY 1841, *Pemphigus lactucarius* PASSERINI 1856, *P. glandiformis* RUDOW 1875, *P. pyriformis* LICHTENSTEIN 1886.

Untersuchtes Material: 11 Präparate der Sammlung BOERNER, 35 eigene Funde.

Ad. Fundatrix

Graugrün mit bräunlichem Kopf. Körper mit weißem Wachspuder bestäubt. Gestalt rundlich oval, stark gewölbt (Abb. 8a). Wachsdrüsenplatten fehlen auf dem Kopf. Auf dem P. Thor.: 4, auf Ms.- und Mt.-Thor. und den Abd.-Tergiten 1–6 je ein Paar Spin., Pleur.- und Marg.-Platten. Diese rundlich und von etwa gleicher Größe (Durchmesser einer Spin.-Platte der Rückenmitte ca. 0,12). Tergit 7 mit einem länglichen Plattenpaar, das, wie die Beborstung zeigt, durch Verschmelzung von pleur. und spin. Platten entstanden ist. Meist fehlen den Drüsenplatten Borsten, gelegentlich rücken Haare der Körperbeborstung vor die Platte und werden so zu „Begleitborsten“. Die Poren der Drüsenplatten (Abb. 8c) sind polygonal, sehr unregelmäßig und klein (durchschnittlicher Durchmesser ca. 0,005).

Ant. 4gl. (Abb. 8b). Die ersten 3 Gl. mit ein oder 2 kleinen Borsten. Gl. III und IV mit kleinem, rundlichem prim. Rhin., Wimperkränze nur schwach entwickelt. Rüssel reicht bis zum 2. Coxenpaar.

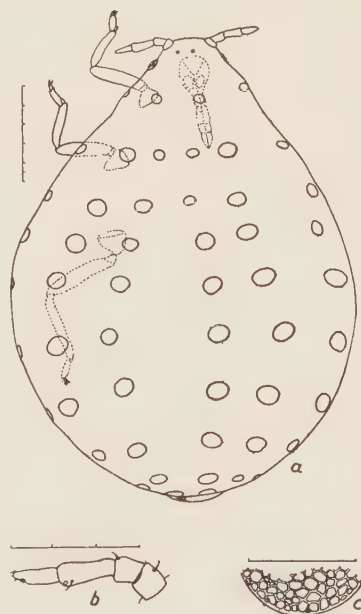


Abb. 8. *Pemphigus bursarius*, Fundatrix. a Ad. Fundatrix; b Ant., stärker vergrößert; c Teil einer Porenplatte. Maßstab: Teilstriche = 0,1 mm

Körperl.	2,40–2,56	Ant.-Gl.	I 0,055–0,060	
Körperbr.	1,70–2,20	"	II 0,060–0,074	Sek. Rhin.
Ant.	0,35–0,36	"	III 0,116–0,127	fehlen
		"	IV 0,104–0,116	

Emigrans, Erstlarve

Drüsenplatten: Spin. Plattenpaare auf Tergit 3–7, pleur. auf 3–6, marg. auf 1–7. Alle Platten rundlich, gegen das Abd.-Ende an Größe zunehmend (Durchmesser auf Tergit 6 = 0,05, auf Tergit 3 = 0,03). Mit polygonaler Felderung wie bei der Fundatrix⁹.

Nur je ein Paar Spin.-, Pleur.- und Marg.-Borsten pro Körpersegm., diese teilweise als Begleitborsten der Porenplatten auftretend. Mit der 1. und 2. Larvalhäutung vermehrt sich die Borstenzahl jeweils. Ant.-Beborstung: I: 2–3, II: 2, III: 3–4, IV: 2 + Terminalborsten (Abb. 9a). Krallborste gebogen, die Krallenspitze erreichend. (Somit besitzen die fundatrigenen L₁ im Gegensatz zu den virginogenen noch das Tribusmerkmal der benachbarten Pachypappini.) Die beiden prim. Rhin. mit deutlichem Wimperkranz. Sie sind bei der L₁ lang und schmal, werden aber im Verlauf der Larvalentwicklung kleiner und rundlicher. Körperl. 0,73–0,76. Körperbr. 0,24–0,28. Ant.-Länge 0,25–0,27.

Ad. geflügelter Emigrans

Kopf, Thor. und Extremitäten schwarzbraun, Abd. grünlich. Wachsdrüsenplatten nur auf dem Abd. Marg.-Platten auf dem 1., gelegentlich auch auf weiteren Tergiten, häufig völlig reduziert. Pleur.-Platten auf Tergit 1 oder ganz fehlend. Spinalplatten (Abb. 9d, e) auf Tergit 1–4,7, auf 7 nicht miteinander verschmolzen. Bei einem Tier ein Paar getrennter Spin.-Platten auf

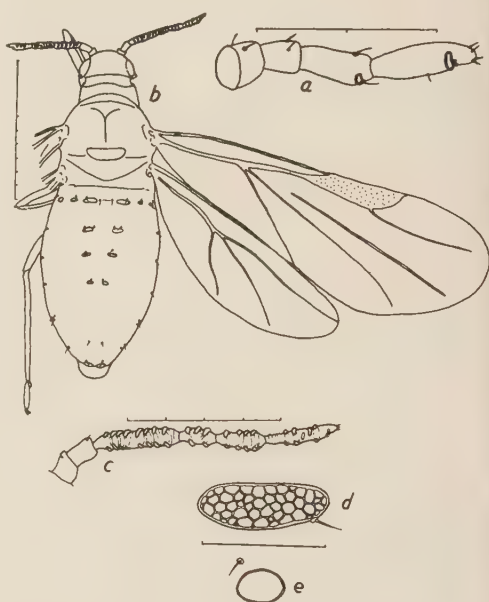


Abb. 9. *Pemphigus bursarius*, Emigrans. a Ant. der L₁; b Ad. Emigrans; c Ant. des ad. Tiers; d. spin. Porenplatte auf Abd. Tergit 1 (Ad.); e spin. Porenplatte auf Abd. Tergit 4 (Ad.). Maßstab: Jeder Teilstrich = 0,1 mm

⁹ Den von MORDVILKO (1935) beschriebenen L₁ fehlen die Marg.-Platten auf dem Tergit 1 + 2. Diese erscheinen bei seinem Material erst nach der 2. Häutung. (Bei dem eigenen Material bleibt die Plattenzahl konstant.) Bei MORDVILKOS Material sind alle Porenplatten etwa gleichgroß, der Abstand zwischen zwei benachbarten Platten entspricht in der Rückenmitte etwa dem halben bis ganzen Durchmesser einer Platte. (Bei dem eigenen Material erreicht er den 2- bis 3fachen Betrag des Plattendurchmessers.) Damit weisen die von MORDVILKO aus der Warschauer Umgebung gesammelten fundatrigenen L₁ bereits den Porenplattenhabitus der virginogenen L₁ auf, während sich beim eigenen Material fundatrigenen und virginogenen Junglarven in Zahl und Größe der Porenplatten voneinander unterscheiden.

Tergit 8! Die marg. und pleur. Platten rundlich, klein und nur mit sehr wenig Poren. Die Spin.-Platten queroval (auf Tergit 1 ca. $0,070 \times 0,020$). Gegen das Abd.-Ende zu werden die Platten kleiner. Jede Platte mit durchschnittlich 40–60 polygonalen Poren (Durchmesser ca. $0,007$). Fast jede Platte besitzt am Vorderrand ein oder 2 Begleitborsten. TULLGREN (1909) beschreibt Tiere, bei denen die spin., pleur. und marg. Platten noch weitgehend vollständig auf den Tergiten 1–6 (7) entwickelt sind. Das von VAN DER GOOT (1915) untersuchte Material zeigt ein ähnliches Bild wie die schwedischen Tiere, nur fehlen hier die pleur. Platten, statt dessen sind 2 Spin.-Platten auf dem Ms.-Thor. entwickelt. Ant. 6gl. (Abb. 9c). Die schmalen, spangenartigen Rhin. umgreifen $\frac{3}{4}$ bis $\frac{9}{10}$ des Gl.-Umfangs. Das prim. Rhin. auf V ohne Wimperkranz, es gleicht den sek. Rhin., ist aber breiter und trägt in der Mitte kleine Chitinplättchen. Das prim. Rhin. auf dem Endgl. ist lang ausgezogen, es umgreift den halben Gl.-Umfang und besitzt einen deutlichen Wimperkranz. V. Fl.: Pterostigma schräg abgerundet, der Radialramus an der Basis schwach gebogen, die Media ungegabelt, den Radius nicht erreichend. Cu 1 und 2 stoßen an der Basis fast zusammen, dist. divergieren sie stark. H. Fl.: Cu 1 und 2 entspringen fast an der gleichen Stelle dem Radialramus. Siphonen finden sich gelegentlich. (Ebenso nach MORDVILKO (1935); nach TULLGREN (1909) und VAN DER GOOT (1915) sind sie stets vorhanden, von THEOBALD (1929) werden sie nicht erwähnt.) Sie bestehen aus 2 wenig deutlichen, nicht auf erhabenen Sockeln liegenden Chitiningen.

Körperl.	2,24–2,40	Ant.-Gl. III	0,200–0,218	Rhin. auf	
Körperbr.	0,75–0,98	„ IV	0,090–0,104	III	8–11
Ant.	0,72–0,80	„ V	0,110–0,120	IV	3– 4
		„ VI	0,170–0,181	V	3– 5 + 1
				VI	2– 5 + 1

Ad. ungeflügelter Exul

Weißlichgelb. Abd.-Ende mit seidig schimmernder Wachausscheidung. Gestalt etwa eiförmig, stark gewölbt (Abb. 10a).

Wachsdrüsenplatten: Spin.-Platten auf Tergit 3–7, pleur. Platten auf Tergit 3–6. Die einzelnen Platten queroval bis rundlich, gegen das Abd.-Ende stetig an Größe zunehmend und näher zusammenrückend. (Die Größe der einzelnen Platten schwankt bei den verschiedenen Populationen. Größter Durchmesser der Spin.-Platte auf Tergit 6 = $0,04$ – $0,10$, Mittelwert = $0,08$.) Meist befindet sich eine deutlich ausgebildete Borste ($0,015$ – $0,027$) in der Plattenmitte. Jede Drüsenplatte (Abb. 10c, d) wird von einem stärker chitinierten Ring begrenzt. Die einzelnen Poren sind rundlich und annähernd gleich groß (Durchmesser ca. $0,007$). In der Mitte der Porenlamelle befindet sich ein stärker chitiniertes Feld, der „Zentralkern“ VAN DER GOOTS (1915). Ant. 5–6 Gl. (Abb. 11a, b), mit vereinzelt kurzen Borsten. Der Rüssel ragt bis zum 2. Coxenpaar. Siphonen fehlen. Körper nur sehr spärlich mit kurzen Borsten besetzt. Tergit 8 mit 2, Cauda mit 6 sehr kurzen Borsten. Ein perianaler Haarkranz ist nicht entwickelt (Abb. 10b).

Körperl.	1,50–2,50	Rüsselendgl.-L.	0,086–0,097
Körperbr.	0,85–2,00	Rüsselendgl.-Br.	0,049–0,060
Rüssel	0,43–0,52		
Ant.	0,28–0,50	Weitere Maße in Tab. 4	

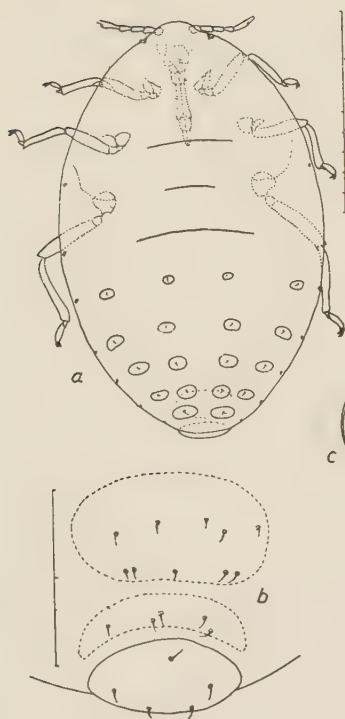


Abb. 10. *Pemphigus bursarius*, ad. Exul (Sommerform). a Gesamtansicht; b Analregion (Cauda ausgezogen, Anal- und Genitalplatte gestrichelt); c einzelne Porenplatte; d einzelne Porenplatte, Ausschnitt. Maßstab: Jeder Teilstrich = 0,1 mm

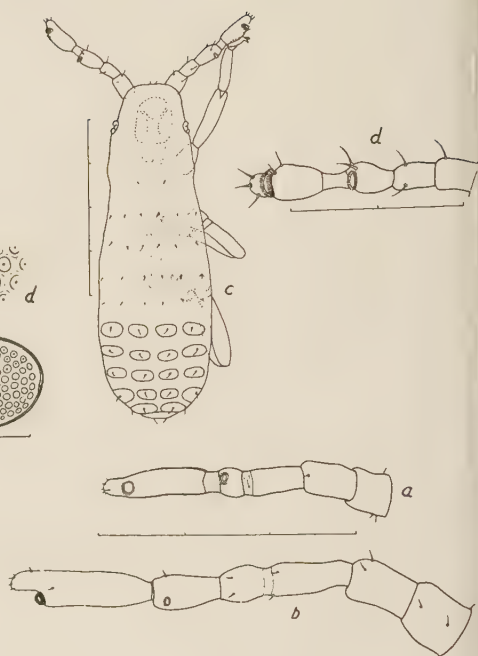


Abb. 11. *Pemphigus bursarius*, Exul. a Ant. der Sommerform (Ad.); b Ant. der Winterform (Ad.); c Erstlarve (Sommerform); d Ant. der L₁. Maßstab: Jeder Teilstrich = 0,1 mm

Die Meßwerte ermöglichen eine Trennung in Sommer- und Winterformen, die qualitative Ausbildung der einzelnen Merkmale stimmt bei diesen Formen überein.

Vergleich mit Literaturangaben: In Zahl und Bau der Wachsdrüsenplatten zeigen sich bei den einzelnen Autoren wesentliche Unterschiede. Das niederländische Material von VAN DER GOOT (1915) stimmt mit dem eigenen gut überein. MORDVILKOS' (1935) Tiere weichen geringfügig ab, da hier die Porenplatten auf dem 3. und 4. Tergit, die bei den eigenen Tieren immer vorhanden sind, im Lauf der Larvalentwicklung verloren gehen. TULLGREN (1909) gibt an, daß die Porenplatten seiner Exules denen der Fundatrix gleichen, meist aber zusätzlich noch eine Borste tragen. Dasselbe ist bei THEOBALDS (1929) englischem Material der Fall, seine Tiere besitzen zudem noch schwach entwickelte Siphonen, die allen anderen bisher untersuchten Exules fehlen. Da bei VAN DER GOOTS und dem eigenen Material die Porenplatten der Fundatrices einerseits sehr unterschiedlich aufgebaut sind, unterscheidet sich das schwedische Material TULLGRENS und das englische THEOBALDS beträchtlich von dem niederländischen und dem eigenen. Hier ist es im Verlauf der morphologischen Differenzierung der Generationenfolge zur Ausbildung 2 verschiedener Porenplattentypen gekommen, während dort die Wachsdrüsen aller Generationen noch einheitlich gebaut sind.

Exul, Erstlarve

(Abb. 11c). Weißlichgelb. Körperl. 0,45–0,60, Körperbr. 0,16–0,19. Ant.-Länge 0,18–0,19. Anordnung der Wachsdrüsenplatten wie bei den Ad., die

einzelnen Platten queroval, nahezu gleichgroß (0,041–0,027), lediglich das spin. Paar auf Tergit 7 ist etwas größer. In der Mitte jeder Platte eine deutlich entwickelte Borste (ca. 0,017). Jedes Tergit mit einem spin., pleur. und marg. Borstenpaar. Ant.-Borsten deutlich, oft so lang wie der Gl.-Durchmesser. Borstenzahl auf Gl. I: 1–3, II: 1–2, III: 2–3, IV: 2 + Terminalborsten. Ant. 4gl. (Abb. 11d), die beiden letzten Gl. sind voneinander durch eine „Einschnürung“ getrennt. Die Intersegmentalhaut ist hier als zylindrisches, nur schwach chitinisiertes aber starres Zwischenstück ausgebildet, das, da es nur den halben Durchmesser des davor und dahinterliegenden Gl. besitzt, den Eindruck einer Einschnürung erweckt. Die prim. Rhin. sind lang und schmal, das dist. umspannt den halben Gl. Durchmesser. Wimperkranz sehr deutlich. Das dist. Rhin. mit 2 bewimperten Begleitrhin.

Ad. geflügelter Exul (sexupar)

(Abb. 12a). Kopf, Thor. und Extremitäten schwarzbraun, Abd. orangebraun, bei älteren Tieren auch graugrün.

Wachdrüsenplatten: Auf dem P. Thor. immer, auf dem Ms.-Thor. fast immer und auf dem Mt.-Thor. selten ein Paar kleine ovale Spin.-Platten. Rundliche Marg.-Platten auf Abd.-Tergit 1–7. Pleur.-Platten (sehr klein) auf Tergit 1, selten auch auf 2 + 3. Ovale, deutlich ausgebildete Spin.-Platten (Abb. 12c) auf den Tergiten 1 und 2 (Größe: 0,095–0,110 × 0,03–0,04). Weitere kleine rundliche, oft ganz zurückgebildete Spin.-Platten auf 7. Das 8. Tergit trägt eine große halbmondförmige Platte, deren Krümmung gegen den Kopf hin gerichtet ist. Ihr Durchmesser beträgt 0,15 × 0,05. Sie besitzt 3 oder 4 Borsten. Die ersten beiden abd. Spin.-Plattenpaare sind je mit einer Platten- und einer Begleitborste versehen. Die marg. Platten besitzen fast alle nur die Plattenborste. Die Poren der einzelnen Platten sind rundlich (Durchmesser 0,004), ein Zentralkern fehlt. Ant. 6gl. (Abb. 12b). Sek. Rhin. lang, spangenförmig, nur auf Gl. III und IV; Gl. V und VI querrunzig, mit deutlichen Stiftenreihen. Die beiden prim. Rhin. rundlich bis eiförmig, das dist. umgreift etwa 1/7 des Gl.-Umfangs. Wimperkränze deutlich. Flügel wie bei den Fundatrigenien. Siphonen fehlen.

Körperl.	2,23–2,70	Ant.-Gl. III	0,170–0,21	Rhin. auf	
Körperbr.	0,74–0,98	IV	0,085–0,116	III	8–10
		V	0,085–0,116	IV	2–4
		VI	0,170–0,194	V	0 + 1
				VI	0 + 1

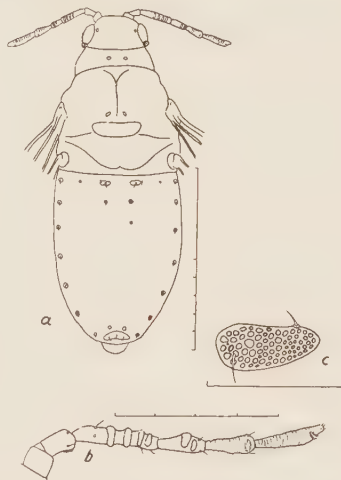


Abb. 12. *Pemphigus bursarius*, Sexupara. a Gesamtansicht; b Ant. (Ad.); c Spin. Porenplatte auf Abd. Tergit 1. Maßstab: Jeder Teilstrich = 0,1 mm

Vergleich mit Literaturangaben: Die Zahl der Porenplatten schwankt, p. thorakale Platten sind immer, ms. thorakale meist vorhanden. Auf dem Mt.-Thor. fehlen bei TULLGRENS (1909) und dem größten Teil des eigenen Materials die Porenplatten. VAN

DER GOOTS (1915) und MORDVILKOS (1935) Tiere besitzen keine Pleur.-Platten, bei TULLGREN und dem eigenen Material sind diese stark zurückgebildet. Nach TULLGREN sind auch die Marg.-Platten stark reduziert, während sie sonst stets auf Tergit 1–7 angetroffen werden. Die halbmondförmige Platte auf dem 8. Tergit findet sich bei VAN DER GOOTS, MORDVILKOS und dem eigenen Material.

Sexuales

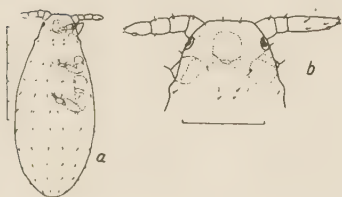


Abb. 13. *Pemphigus bursarius*, Sexuales (L₁). a Gesamtansicht; b Kopf und Porthorax. Maßstab: Jeder Teilstrich = 0,1mm

Rüssellose Tiere von länglicher Körpergestalt (Länge 0,85–0,97, Breite ca. 0,35, Ant. 0,1– bis 0,17) (Abb. 13a). Weißlich, mit Wachsflaum. Auf der hinteren Abd.-Region wurden bei einigen Tieren kleine rundliche Wachsdrüsenplatten mit Plattenborste gefunden. Ant. bei der L₁ 3-, sonst 4gl. (Abb. 13b). Letztes Fühlergl. mit kleinem rundlichem prim. Rhin. mit undeutlich entwickeltem Wimperkranz. In der Regel auf dem Mt.-Thor. und den Abd.-Tergiten nur je ein Paar spin., pleur. und marg. Borsten.

Jahreszeitlich bedingte morphologische Unterschiede bei den Exules

Die Angaben bei THEOBALD (1929) und TULLGREN (1909) über 6gl. Ant. bei überwinterten Exules veranlaßten eine Zusammenstellung der Körpermaße getrennt nach Sommer-, Herbst- und Wintertieren.

Tabelle 4

Maße der Exules von *P. bursarius*

	Körper- länge	Körper- breite	Ant.- Länge	Ant.-Gl. II	Gl. III	Gl. IV	Gl. V	H. Tibia
Sommer (Juni, Juli)	1,85	1,23	± 0,340 0,055	0,060	± 0,065 0,019	± 0,045 0,010	0,119	0,35
Herbst (Oktober)	1,82	1,11	± 0,380 0,049	0,065	± 0,082 0,018	± 0,053 0,011	0,128	0,36
Winter (Jan., Febr.)	1,84	1,13	± 0,390 0,055	0,066	± 0,099 0,014	± 0,055 0,011	0,128	0,39

Die in Tab. 4 wiedergegebenen Werte stellen die arithmetischen Mittel von 10 aus jeweils 6–8 Populationen wahllos herausgegriffenen Tieren dar. Bei Tieren mit 6gl. Ant. wurde Gl. III + IV zusammengezählt, da 6-Gliedrigkeit durch Teilung von Gl. III entsteht. Die gemessenen Werte lassen sich nur teilweise statistisch gegeneinander sichern. Da jedoch die Mittelwerte für die Körperl. annähernd gleichbleiben und die Streuung sich jeweils in der gleichen Größenordnung hält, wird die Zahl der untersuchten Tiere für ausreichend gehalten, um auf Grund der Meßergebnisse gewisse Schlüsse über die im Jahresverlauf eintretenden Größen- und Proportionierungsverschiebungen zu ziehen. Diese Folgerungen gewinnen noch dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß alle Veränderungen gleichsinnig und mehr oder weniger stetig erfolgen.

Im einzelnen unterscheiden sich die hibernierenden Tiere von den Sommerformen in folgenden Merkmalen:

Die überwinternden Tiere sind schmäler als die Sommertiere. Im Durchschnitt ist bei gleichbleibender Körperl. die Körperbr. der Wintertiere um ca. 8 % geringer.

Die Ant. der Wintertiere sind länger (durchschnittlich um 15 %). Bei durchschnittlich gleichbleibender Länge des 1. Gl. nimmt

Gl.	II	um ca.	10 %
„	III	„	52 %
„	IV	„	20 %
„	V	„	5 % zu.

Diese Umdisproportionierung hat zur Folge, daß bei der Sommerform Ant.-Gl. IV ausnahmslos kürzer als Gl. I ist, während bei der Winterform beide etwa gleichlang sind. Bei der Sommerform stellt Gl. III durchschnittlich 19 %, bei den Wintertieren dagegen rund 26 % der Gesamtantennenlänge.

Die Tendenz der Wintertiere, das Gl. III positiv allometrisch zu verlängern, kann -- durch Teilung von Gl. III -- zur 6-gl. Ant. führen. Die Teilung erfolgt bei *P. bursarius-Exules* in der Regel, wenn Gl. III die absolute Länge von 0,1 überschreitet. Etwa 25 % der untersuchten Wintertiere besaß eine oder 2 6-gl. Ant.

Bei manchen Wintertieren treten neben den Triommatidien noch zusätzliche Fazettenaugen auf. Es handelt sich dabei vermutlich um Individuen, bei denen eine Entwicklung zur geflügelten Form ansetzte, die dann aber unterdrückt wurde.

Die Extremitäten der Sommerform sind kürzer als die der Winterform. (Die H. Tibia ist beispielsweise durchschnittlich um 11 % kürzer.)

Die Sommer- und Wintertiere unterscheiden sich schließlich durch die Zahl der Embryonen. Im Juni wurden bis zu 30 Embryonen pro *Virgo* gefunden, im Oktober durchschnittlich noch 2-3, im Winter (Januar-März) besaßen die Tiere in der Regel keine Embryonen.

Der Übergang von der Sommerform zu der überwinternden Form erfolgt stufenweise. Daß die Mittelstellung der im Oktober gesammelten Tiere nicht durch ein gemischtes Vorkommen von Sommer- und Winterformen bedingt ist, sondern dem Großteil der Individuen wirklich zukommt, zeigt die Streuung ihrer Meßwerte, die sich in der gleichen Größenordnung wie bei den Nachbargruppen bewegt.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß bei den *Exules* von *P. bursarius* jahreszeitlich bedingte Größenänderungen und Proportionsverschiebungen ablaufen, die von der relativ plumpen, hohe Embryozahlen aufweisenden Sommerform über die Zwischenstufe der Herbstform zu der verhältnismäßig schlanken, mit stärker ausgebildeten Extremitäten und höher differenzierten Ant. versehenen Winterform führen. Vielleicht darf die reichere morphologische Ausbildung der Winterform als Kompensationserscheinung für die absinkende Keimdrüsentätigkeit gedeutet werden.

Die morphologische Differenzierung der Generationenfolge

Eine Gegenüberstellung der einzelnen Generationen erfolgte in Diagr. 1 (Teil I, S. 188).

Die Vertreter der einzelnen Generationen lassen sich weitgehend in morphologische Reihen einordnen. Der Jahreszyklus zeigt die Tendenz zu einer zunehmenden Differenzierung. Diese setzt bei der Fundatrix ein, tritt weiterhin bei den Fundatrigenien und *Exules* auf und gipfelt in den Sexuparen. Die Sexuales stellen wieder rückgebildete, zwerghafte Formen dar. Bei phylogenetischer Betrachtungsweise müssen die Sexuales und die Fundatrix als durch Abbauerscheinungen stark vereinfachte Formen angesehen werden. Dabei weist die Fundatrix aber in der Vollständigkeit ihrer Wachsdrüsenplatten noch ein ursprüngliches Merkmal auf, das offenbar im Zusammen-

hang mit der gallenbewohnenden Lebensweise (zum Schutz vor Benetzung durch den ausgeschiedenen Honigtau) erhalten geblieben ist.

Regionale und lokale morphologische Abweichungen bei den Generationen einzelner *P. bursarius*-Populationen lassen sich im Sinne eines früheren oder späteren Erreichens bestimmter Differenzierungsstufen bei gleichbleibender Gesamtrendenz erklären (= Verschiebung generationsgebundener Merkmale). Selbst so auffallende Erscheinungen wie der Plattenhabitus und -bau bei den schwedischen *P. bursarius*-Exules können auf diese Weise gedeutet werden. Es verbleibt hier ein Merkmal auf einer ursprünglicheren Entwicklungsstufe.

Vergleicht man die Variabilität bei allen Generationen, so erhält man folgendes Bild:

1. TULLGRENS (1909) schwedisches Material zeigt noch die größte Übereinstimmung zwischen Haupt- und Nebenwirtsgenerationen (Plattenhabitus bei den Emigranten — Plattenhabitus und -bau bei den Exules). Ähnliche Verhältnisse finden sich bei den englischen Tieren (THEOBALD, 1929).
2. MORDVILKOS (1935) Tiere aus Polen und dem europäischen Rußland weisen demgegenüber schon eine starke Divergenz der beiden Generationsgruppen auf (Plattenhabitus und -bau beim Exul).
3. Am weitesten fortgeschritten ist die morphologische Differenzierung der Generationskette bei VAN DER GOOTS (1915) niederländischem, dem eigenen (süddeutschen) und dem von ROBERTI (1938) untersuchten italienischen Material.

Zur Taxonomie der Art

Die von BOERNER (1952) wiedererrichtete Art *P. pyriformis* LICHTENSTEIN 1886 („fundatrigenae Larven hell kieselgrün, bei *P. bursarius* gelblich bis ocker, Hauptwirt und Gallen bei beiden Arten gleich“) BOERNER (1952) wird hier lediglich für eine Farbmodifikation von *P. bursarius* s. str. gehalten. Im Beobachtungsgebiet wurden stets nur grünliche fundatrigenae Larven gefunden, deren Nachkommenschaft sich mühelos an *Sonchus* und *Crepis* züchten ließ. Deshalb schließt sich die vorliegende Arbeit der schon von TULLGREN (1909), VAN DER GOOT (1915) und MORDVILKO (1935) vollzogenen Synonymisierung an.

Schwierigkeiten bereitet allerdings BOERNERS (1952) Angabe, daß sich sein *P. „pyriformis“* nicht auf Compositen übertragen lasse. Vielleicht lag BOERNER bei seiner *P. „pyriformis“* wirklich eine von *P. bursarius* abweichende Art vor¹⁰. Diese sollte dann allerdings neu benannt werden, da die von LICHTENSTEIN (1886) für seine *P. pyriformis* angeführten Merkmale keine Trennung dieser Art von *P. bursarius* erlauben und die LICHTENSTEINSche Art somit als Synonym aufgefaßt werden muß.

Biologie

Wirt und Wirtsbindung. Hauptwirt ist *Populus pyramidalis* und *P. nigra*. Die von den einzelnen Autoren über die Nebenwirte gemachten Angaben weichen sehr voneinander ab. MORDVILKO (1935) gibt an: Wurzeln von *Sonchus*, *Lactuca*, *Bidens*, *Pulicaria*, *Daucus*, *Aegopodium*, *Melilotus*, *Impatiens*, *Setaria* und *Agrostis*. VAN DER GOOT (1915) und TULLGREN (1909) nennen nur *Lactuca*. THEOBALD (1929) führt außerdem noch *Sonchus*

¹⁰ Die *P. „pyriformis“*-Präparate der Sammlung BOERNER entsprechen völlig dem *P. bursarius*.

Lampsana, *Chenopodium* und *Daucus* an. Im Katalog BOERNERS (1952) werden für *P. bursarius* nur noch *Sonchus*, *Lactuca*, *Lampsana* und *Crepis* aufgezählt, während die an Umbelliferen saugenden Tiere ihren Platz bei *phenax* BOERNER und BLUNK (Wurzeln von *Daucus*) und *P. passeki* BOERNER (Wurzeln von *Daucus*, *Aegopodium*) finden. Für die Formen an *Chenopodiaceen*-wurzeln errichtete BOERNER die KOCHSche (1883) Art *fuscicornis* wieder. Die systematische Stellung virginogener wurzelbewohnender Pemphigus-Vertreter an anderen Wirten bleibt bei BOERNER unklar.

Im Beobachtungsgebiet konnte *P. bursarius* jederzeit an *Sonchus* (*oleraceus*, *asper*), *Crepis virens*, *Lampsana*, *Lactuca sativa* und *Taraxacum officinale* gefunden werden. Übertragungen der Nachkommenschaft von Emigranten auf diese Wirte verliefen positiv. Diese, auch von der Mehrzahl anderer Autoren angegebenen Pflanzen, können als sichere Nebenwirte der Art gelten. Zweifellos ist aber der Umfang des Nebenwirtskreises bedeutend größer. Beispielsweise konnte im Erlanger Gebiet eine Pemphigus-Population an *Fragaria*-Wurzeln beobachtet werden, die alle Merkmale der Art *P. bursarius* aufwies und sich an *Taraxacum* erfolgreich weiterzüchten ließ. Um die taxonomische Begrenzung der Art *P. bursarius* nicht zu gefährden, werden hier alle Populationen, die nicht an den durch Migrationstests gesicherten Nebenwirten gefunden wurden, gesondert als „*P. bursarius*-ähnlich“ aufgeführt (p. 572).

Holozyklus und Parazyklus. Übereinstimmend wird von allen Autoren die Möglichkeit zur anholozykl. Überwinterung festgestellt. Im Beobachtungsgebiet wanderten nur etwa 50 % der Herbstkolonien ganz oder teilweise zum Hauptwirt ab. Die anholozykl. Populationen hielten sich den Winter über auf etwa gleicher Höhe, gingen aber im Frühjahr zahlenmäßig stark zurück.

Jahreszyklus: Die Fundatrix bewohnt gemeinsam mit der fundatrixartigen Generation eine kugelige bis eiförmige Beutelgalle am Blattstiel von *populus*. Im Beobachtungsgebiet begann das Überwandern der Emigranten auf den Nebenwirt Ende Mai und hielt bis Anfang Juli an. Die virginogenen Larven wurden an oberirdischen Pflanzenteilen abgesetzt. Die L1-Larven trugen zunächst an jungen Blättchen und wanderten später an die feinen Nebenwurzeln des Wirts ab. Die Tiere leben dort inmitten auffallender Wachsanhäufungen, die durch die fortlaufende Tätigkeit der Porenplattenröhren entstehen und offenbar in erster Linie als Benetzungsschutz dienen. Die 1. Wurzelgenerationen haben eine hohe Nachkommenschaftszahl, manche Tiere trugen gleichzeitig bis zu 30 Embryonen. Gegen den Herbst nimmt die Zahl der Embryonen stetig ab. Gleichzeitig erfolgt eine gewisse morphologische Umwandlung, die über die Zwischenstufe der „Herbstform“ zur „Winterform“ führt. Die Überwinterung der anholozykl. Kolonien erfolgt frei im Boden, in der Regel im ad. oder subadulten Stadium.

Geflügelte virginopare Formen fehlen. Die Sexuparen wandern Mitte September bis Ende Oktober zum Hauptwirt zurück, wo sie an der Rinde des Stammes ihre Nachkommenschaft, die rüssellosen und stark rückgebildeten Sexuales absetzen. Von den begatteten Weibchen wird hier jeweils ein mit etwas Wachsflaum bedecktes Ei abgelegt.

Beziehungen zu Ameisen. Nur zweimal wurde Besuch durch *Lasius niger* festgestellt. In Ameisenhaufen wurde die Art im Beobachtungs-

gebiet nicht angetroffen. Ein Trophobioseverhältnis liegt nicht vor. Dem entsprechend fehlt ein perianaler Borstenkranz.

Parasiten und Räuber wurden bei den Exules nicht beobachtet.

Besiedelte Biotope. Die virginogenen Formen waren sehr häufig in Hack- und Garten-, ferner in Schuttunkrautgesellschaften (an *Lampsana*, *Sonchus*, *Taraxacum*, *Lactuca*, *Anthemis*); häufig gefunden wurden sie trockenen bis mäßig feuchten Rasen (an *Crepis virens*).

Fundorte (Exules). Mittelfränkisches Becken, fränkischer Jura, Maingebiet, Pfälzer Bergland, Oberrheingebiet, Ostschweiz.

„P. bursarius-ähnliche“ Formen

Hier sollen diejenigen virginogenen *Pemphigus*-Populationen aufgezählt werden, die *P. bursarius* zwar morphologisch gleichen, auf Grund ihrer Wirtspflanzen aber nicht zu *P. bursarius* gestellt wurden. Es handelt sich dabei durchweg um Einzelfunde, teilweise aus Sonderbiotopen. Da fast alle Populationen auf größeren Exkursionen gesammelt wurden, konnten nur wenige Übertragungsversuche angestellt werden. Die systematische Stellung dieser Tiere bleibt somit unklar. Es wird vermutet, daß es sich hier zum Teil um Populationen handelt, die sich als anholozykl. Linien von *P. bursarius* abgespalten und gleichzeitig ernährungsphysiologisch spezialisiert haben. Auf Grund der Seltenheit dieser Formen darf angenommen werden, daß hier — zumindest teilweise — aberrante und nur lokal vorkommende Populationen vorliegen.

I. *Pemphigus*-Populationen an Gramineenwurzeln

Literaturangaben: MORDVILKO (1935) stellt an *Setaria* und *Agrostis* gefundene *Pemphigus*-kolonien infolge ihrer morphologischen Ausprägung zu *P. bursarius*. BOERNER (1952) beschreibt eine hochalpine, an *Poa laxa* und *Agrostis alpina* gefundene Art als *P. similis*. BOERNER (1949). HILLE RIS LAMBERS (1952) gibt eine sehr ausführliche Beschreibung der Graswurzeln bewohnenden grönländischen Art *P. groenlandicus* RÜBSAMEN (1898).

Da sich in den eigenen Versuchen *P. bursarius*-Emigranten nicht auf Graswurzeln und Graswurzeltiere nicht auf die gesicherten Nebenwirte des *P. bursarius* s. str. übertragen ließen, kann MORDVILKOS Auffassung hier nicht vertreten werden. BOERNERS Diagnose von *P. similis* erlaubt es nicht, meine Tiere bei dieser Art einzuordnen. 3 Populationen des eigenen Materials unterscheiden sich ebenfalls von *P. groenlandicus*. (Ant.-Gl. I und II zeigt bei dem eigenen Material nicht die auffallende von HILLE RIS LAMBERS (1952) angegebene Größendifferenz.)

a. Population an Wurzeln von *Cynosurus cristatus*.

Erlangen (Langensendelbach), 26. VII. 1953.

Ad. ungeflügelte Exules und Juv. Wie *P. bursarius*. Plattenborste klein (0,015). Maße: Ant. = 0,364; I = 0,060, II = 0,067. III = 0,073, IV = 0,06, V = 0,116 / Rüssellänge = 0,42, Rüsselendgl.-Länge = 0,091, Rüsselendgl.-Breite = 0,055.

b. Anholozykl. überwinterte Populationen an Wurzeln von *Agrostis tenuis*

Erlangen (Schloßgarten), 2. XII. 1953.

Ad. ungeflügelte Exules. Wie *P. bursarius*. Maße: Körperl. = 1,54–1,82, Körperl. = 0,98–1,17 / Ant.-Länge = 0,327–0,368; I = 0,049–0,055, II = 0,055–0,67, III = 0,073–0,080, IV = 0,043–0,055, V = 0,103–0,121 / H. Tibia = 0,35–0,37 / Rüssel = 0,33–0,38, Rüsselendgl.-Länge = 0,086–0,094, Rüsselendgl.-Breite = 0,046–0,052.

Population an Wurzeln von *Avena sativa*.

Fränkischer Jura, Ehrenbürg, 22. IX. 1954.

1 ungeflügelter ad. Exul mit Embryonen. Wie *P. bursarius*, aber ohne Plattenborsten. Maße: Körperl. = 1,77, Körperbr. = 0,98 / Ant.-Länge = 0,41, I = 0,049, II = 0,067, III = 0,049, IV = 0,06, V = 0,12 / H. Tibia = 0,384 / Rüssel = 0,35, Rüsselendgl.-Länge = 0,091, Rüsselendgl.-Breite = 0,043.

Anholozykl. überwinternde Population an Wurzeln von *Arrhenatherum elatius*.

Erlangen (Spardorf), 28. III. 1954.

1 ungeflügelter ad. Exul. Weicht von *P. bursarius* durch die Größendifferenz der Ant.-Gl. I und II und durch die Länge des Fühlerendgl. ab. Maße: Körperl. = 2,05, Körperbr. = 1,17 / Ant.-Länge = 0,34, I = 0,043, II = 0,086, III = 0,091, IV = 0,050, V = 0,15 / H. Tibia = 0,53 / Rüssel = 0,47, Rüsselendgl.-Länge = 0,120, Rüsselendgl.-Breite = 0,061.

Bei diesem Tier besteht eine gute morphologische Übereinstimmung mit der auf Gramineenwurzeln lebenden grönländischen Art *groenlandicus* RÜBSAMEN. (Nach HILLE RIS LAMBERS: Die Ant.-Gliederung d. die Länge des Rüsselendgl. entspricht den Verhältnissen bei *P. groenlandicus*.)

II. *Pemphigus*-Populationen an *Carex*-Wurzeln

Anholozykl. überwinternde *Pemphigus*-Population an *Carex spec*.

Erlangen (Bubenreuth), 16. III. 1954.

1 ungeflügelter ad. Exul. Wie *P. bursarius*. Maße: Körperl. = 1,75, Körperbr. = 1,20 / Ant.-Länge = 0,40, I = 0,049, II = 0,060, III = 0,060 + 0,035, IV = 0,043, V = 0,120.

Anholozykl. überwinternde *Pemphigus*-Population an *Carex spec*.

Erlangen (Vacher Quelle). Im Kuppelnest von *Lasius flavus*, von *Lasius* besucht!

30. III. 54.

Ungeflügelte ad. Exules. Wie *P. bursarius*. Maße: Körperl. = 1,70–1,90, Körperbr. = 1,07–1,20 / Ant.-Länge = 0,38–0,47, I = 0,055–0,060, II = 0,073–0,079, III = 0,097–0,115, IV = 0,060–0,079, V = 0,127–0,146 / Rüssel = 0,33–0,38, Rüsselendgl.-Länge = 0,085, Rüsselendgl.-Breite = 0,049.

III. Alpine anholozykl. *Pemphigus*-Populationen

Pemphigus-Population unter Steinen. Wirt ?¹¹.

Nördliche Kalkalpen. Pruntensee. 1900 m Meereshöhe. 24. VII. 52.

Ameisenbesuch: durch *Myrmica ruginodis*! 3 Juv., die völlig *P. bursarius* entsprechen.

Pemphigus-Population unter Steinen, an Gramineenwurzeln¹¹.

Berchtesgaden. Fundort in 1900 m Meereshöhe. 23. VII. 52.

1 ad. ungeflügelter Exul mit Embryonen. Wie *P. bursarius*. Maße: Körperl. = 1,60, Körperbr. = 0,92 / Ant.-Länge = 0,33, I = 0,043, II = 0,073, III = 0,067, IV = 0,049, V = 0,111 / Rüssel = 0,39, Rüsselendgl.-Länge = 0,089, H. Tibia = 0,32.

c. + d. + e.: Die außerordentliche morphologische Ähnlichkeit (Rüsselendgl.) und das gemeinsame Vorkommen dieser Formen in einem Sonderotop (alpine Zwergstrauchheide, in 2200 m Meereshöhe) lassen eine einheitliche Gruppe vermuten. Da aber keine Übertragungsversuche angestellt werden konnten, werden die Populationen einzeln aufgeführt.

Die Tiere gleichen den hibernierenden Exules von *P. bursarius*, das Rüs-

¹¹ Die Populationen III a und b verdanke ich Herrn Dr. Schmutterer, Gießen.

selendgl. ist jedoch im Durchschnitt etwas kürzer und plumper. (Dar-
 ähneln die Populationen BOERNERS alpinem *P. similis*, von dem sie jedo-
 durch einen beträchtlichen längeren Rüssel abweichen.)

c. *Pemphigus*-Population an Wurzeln von *Ligusticum mutellina*.

Oetztaler Alpen. Gebiet des Fundusfeilers. Alpine Zwergstrauchheide, in 2200 m Meere-
 höhe. 13. VII. 1953.

Ad. ungeflügelte Exules und Juv. Wie *P. bursarius*, aber Rüsselendgl. etwas plumper.
 Maße: Körperl. = 1,87–1,91, Körperbr. 1,12, Ant.-Länge = 0,36–0,39, I = 0,06, II =
 0,060–0,067, III = 0,067–0,091, IV = 0,055–0,060, V = 0,116 / H. Tibia = 0,388
 Rüssel = 0,35–0,45, Rüsselendgl.-Länge 0,079–0,091, Rüsselendgl.-Breite = 0,049–0,051

d. *Pemphigus*-Population an Wurzeln von *Carex curvula*.

Oetztaler Alpen. Fundort wie III c. 13. VII. 1953.

Ad. und subadulte ungeflügelte Exules. Wie die Winterform von *P. bursarius*. Maße:
 Körperl. = 1,87–1,91, Körperbr. = 0,98–1,12 / Ant.-Länge = 0,42–0,43, I = 0,055
 0,060, II = 0,067–0,073, III = 0,109–0,116, IV = 0,055–0,060, V = 0,134 / H. Tibia
 = 0,42–0,45 / Rüssel = 0,35–0,44, Rüsselendgl.-Länge = 0,086–0,097, Rüsselendgl.
 Breite = 0,046–0,055.

e. *Pemphigus*-Population an Wurzeln eines unbekannten Wirts.

Oetztaler Alpen. Fundort wie III c. 13. VII. 1953.

1 ungeflügelter ad. Exul, 1 Juv. Wie *P. bursarius* (Winterform). Maße: Körperl. = 1,60
 Körperbr. = 1,00 / Ant.-Länge = 0,39, I = 0,043, II = 0,060, III = 0,091, IV =
 0,060, V = 0,127 / H. Tibia = 0,39 / Rüssel = 0,38, Rüsselendgl.-Länge = 0,08
 Rüsselendgl.-Breite = 0,06.

IV. Anholozykl. überwinternde *Pemphigus*-Population an *Fragaria*-Wurzeln

Erlangen. 3. III. 1954. An Wurzeln von *Fragaria* spec.

Ad. ungeflügelte Exules und Erstlarven. Wie *P. bursarius*. Maße: Körperl. = 1,91–2,05
 Körperbr. = 1,13–1,26 / Ant.-Länge = 0,40–0,45, I = 0,050–0,060, II = 0,067–0,080
 III = 0,067–0,080, IV = 0,055–0,060, V = 0,060–0,139 (VI = 0,139) / Rüssel = 0,40
 Rüsselendgl.-Länge = 0,091–0,097, Rüsselendgl.-Breite = 0,044–0,049.

Die Tiere ließen sich auf *Crepis* übersetzen und dort züchten. Vermutlich
 liegt eine „verirrte“ *Pemphigus*-Population vor.

V. Anholozykl. überwinternde *Pemphigus*-Population an Wurzeln von *Aethusa*

Freiburg/Brg. 27. X. 1953. An Wurzeln von *Aethusa cynapium*.

1 ungeflügelter ad. Exul, einige Juv. Wie *P. bursarius*, aber Rüsselendgl. etwas kürzer.
 Maße: Körperl. = 1,96, Körperbr. = 1,40 / Ant.-Länge = 0,42, I = 0,06, II = 0,073
 III = 0,086, IV = 0,067, V = 0,134 / H. Tibia = 0,42 / Rüsselendgl.-Länge = 0,070
 Rüsselendgl.-Breite = 0,049.

Eine Aussage darüber, ob hier *P. phenax* oder *P. passeki* (die Exules bei-
 der Formen an Umbelliferenwurzeln) vorliegt, ist nicht möglich, da keine
 geflügelten Tiere vorhanden sind. Die ungeflügelten Exules dieser beiden
 Arten (Material aus der Sammlung BOERNER) unterscheiden sich nicht von
 denen von *P. bursarius*.

Anhang

Pleophage holozykl. *Pemphigus*-Population

Dettelbach (Main), 14. X. 1953. An Wurzeln von *Potentilla (anserina, reptans)*, *Trifolium*
pratense, *Agropyrum repens*.

Ungeflügelte Exules aller Stadien, Sexupara und Sexuales L₁. Wie *P. bursarius*. Sexupara
 spin. Porenplatten auf P.-Ms. und (Mt.-)Thor., ferner auf den Abd. Tergiten 1, 2 (3), 7

Tergit 8 die halbmondförmige Platte, Marg.-Platten auf Tergit 1-7. Exul gleicht *P. bursarius*, weicht aber durch ein bedeutend längeres Rüsselendgl. ab. Maße: (Exul, ungeflügelt) Körperl. = 1,96, Körperbr. = 1,07, Ant.-Länge = 0,36, I = 0,060, II = 0,067, III = 0,073, IV = 0,060, V = 0,120 / Rüssel = 0,42-0,52, Rüsselendgl.-Länge = 0,07-0,210, Rüsselendgl.-Breite = 0,046-0,055. (Geflügelte Sexupara) Körperl. = 2,33-2,47, Körperbr. = 0,98-1,103 / Ant.-Länge = 0,66-0,72, I = 0,060, II = 0,073-0,079, III = 0,082-0,200, IV = 0,091-0,109, V = 0,116-0,104, VI = 0,104-0,170 / H. Tibia = 0,65-0,69. Rhin. auf Ant.-Gl. III = 4-6, auf IV = 2-3, auf V = 0 + 1, auf VI = 0 + 1.

Die systematische Zuordnung bleibt ungeklärt. Sexupare und Exules gleichen den entsprechenden Stadien von *P. bursarius* und unterscheiden sich von *P. bursarius*: Ant.-Gl.-Länge, Neben-Rhin., abd. Spin.-Platten; Exul: Porenstülpchenhabitus) von *Pemphigus filaginis* BOYER DE FONSCOLOMBE (1841). Die Länge des Rüsselendgl. bei den Exules unterscheidet die Tiere deutlich von *P. bursarius* (bei *P. bursarius*: Rüsselendgl.-L. bei Exules = 0,086-0,097, Rüsselendgl.-Br. = 0,049-0,060). Die von ROBERTI (1938) gegebene Beschreibung virginogener Erstlarven von *Pemphiginus populi* BURCHET 1879, der sich von den entsprechenden *P. bursarius*-Stadien durch ein beträchtlich längeres Rüsselendgl. unterscheidet, gibt vielleicht einen Hinweis über die Stellung dieser Population.

Bemerkenswert scheint das Vorkommen auf Wirten die 3 verschiedenen Familien angehören (Papilionaceen, Rosaceen und Gramineen).

Pemphigus-Population an Wurzeln von *Medicago*

Wieserstuhl (Oberrhein). 22. X. 1953. An Wurzeln von *Medicago sativa*.

Geflügelte Exules aller Stadien. Wie *P. bursarius*, aber teilweise bedeutend größer, Rüsselendgl. länger. Maße: Körperl. = 2,10-2,65, Körperbr. = 1,20-1,40, Ant.-Länge = 0,33-0,33, I = 0,049, II = 0,055, III = 0,067, IV = 0,032, V = 0,120 / falls 6-gl.: I = 0,060, II = 0,080, III = 0,067, IV = 0,043, V = 0,049, VI = 0,165 / Rüsselendgl.-Länge = 0,100-0,120.



Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen

Die Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender

Aphiden (*Homoptera, Aphidoidea*)

(*Anoeciinae, Tetraneurini, Pemphigini* und *Fordinae*)

Teil III (*Fordinae*)

Von HELMUT ZWÖLFER, München¹

Inhalt: III. Systematischer Teil (2. Fortsetzung): Subfam. *Fordinae*, Diagnose und Übersicht. — Zur Phylogenie der *Fordinae*. — Tribus *Baizongiini*, Diagnose und Bestimmungsschlüssel. — Beschreibungen der Gattungen und Arten. — Tribus *Geoicini*, Diagnose und Bestimmungsschlüssel. — Beschreibungen der Arten. — Tribus *Fordini*, Diagnose und Bestimmungsschlüssel. — Beschreibungen der Gattungen und Arten.

Subfam. *Fordinae* (MORDVILKO) BOERNER 1952

Diagnose für die virginogenen Formen: Erstlarven mit mindestens 2 marginalen Paaren pro Abd.-Tergit, meist sind aber sämtliche Rückenborsten nicht mehr in spin., pleur. und marg. Reihen geordnet. Ungeflügelte mit jeweils 2 Tarsengliedern, ohne Siphonen. Sek. Rhin. der Geflügelten rundlich. Fundatrix und Fundatrigenien in Gallen an *Pistacia* und (Ostasien) *Rhus*. Die mitteleuropäischen Arten anholozykl. an Wurzeln krautiger Gewächse, vorwiegend an Gramineen.

Übersicht über die mitteleuropäischen Arten

Tribus <i>Baizongiini</i>	Fundatrix an <i>Pistacia</i> , in blasenförmigen Blattgallen
<i>Aploneura lentisci</i> PASS.	Virginogenien oligophag an Gramineen
<i>Baizongia pistaciae</i> L.	Virginogenien oligophag an Gramineen, verirrt an <i>Veronica</i>
Tribus <i>Geoicini</i>	Fundatrix an <i>Pistacia</i> , in Blasengallen, die dem Mittelnerv der Blätter aufsitzen
Gen. <i>Geoica</i>	
<i>G. uticularia</i> sens. MORDVILKO	Virginogenien oligophag an Gramineen

¹Erhalten im European Laboratory of the Commonwealth Institute of Biological Control, Yverdon, Schweiz.

<i>G. setulosa</i> PASS.	
Tribus <i>Fordini</i>	Fundatrix an <i>Pistacia</i> , in Randfalten tengallen
<i>Paracletus cimiciformis</i>	Virginogenien oligophag, an Gramineen.
HEYD.	Formicobionte Art
Gen. <i>Forda</i>	
<i>F. formicaria</i> HEYD.	Virginogenien oligophag bis polyphag, an Gramineen, Cyperaceen, verirrt an <i>Luzula</i>
<i>F. marginata</i> KOCH	Virginogenien oligophag an Gramineen. Ansätze zur Wirtsrassenbildung
<i>F. dactylidis</i> BOERNER	Virginogenien monophag an <i>Dactylis</i> , verirrt an <i>Bromus</i>
<i>F. skorkini</i> MORDVILKO	Virginogenien an Gramineen, oligophag
<i>Smynthuroides betae</i>	Virginogenien polyphag, an Vegetationen aus mehr als 13 Familien
WESTW.	vorwiegend an Leguminosen.

Zur Phylogenie der Fordinae

In der Unterfamilie der *Fordinae* sind 3 recht ungleichartige Gruppen auf Grund eines gemeinsamen Hauptwirts vereinigt. Die Tribus *Baizongiini* nimmt in gewisser Hinsicht eine vermittelnde Stellung zwischen den *Tetraneurini* (gleiche Anordnung der Wachsdrüsen, ähnliche Ant.-Gliederung) und den *Pemphigini* (larvale Ant.-Einschnürung, ähnlicher Gesamthabitus) ein. Andererseits kommen manche auffälligen, bei den übrigen Pemphigiden nicht zu beobachtenden Merkmale vor. (Ant. der geflügelten *Aploneura* mit Wimperrhin. auf Gl. III bis VI, sternale Wachsdrüsen bei Ungeflügelten von *Baizongia*.) Die *Geocini* und *Fordini* könnten infolge des Verlustes der Wachsdrüsen bei den Virginogenien, einer Abbauerscheinung, die bis zu einem gewissen Grade auch bei den Exules der *Pemphigini* deutlich wird, und wegen der nicht mehr in 6 Längsreihen geordneten Beborstung (caenogenetische Neuerwerbung?) als näher verwandte synapomorphe Gruppe aufgefaßt und von den *Baizongiini* abgetrennt werden. Da aber hier eine systematische Entscheidung nicht allein auf Grund der Untersuchung der virginogenen Formen getroffen werden soll, wird die von BOERNER (1952) vorgenommene Einteilung — wenn auch in anderer Gruppierung — beibehalten. Während die Geocinen im bewimperten Hauptrhin noch ein den beiden anderen Pemphigidensubfamilien gemeinsames Merkmal beibehalten haben, weichen die Fordinen mit ihren unbewimperten prim. Rhin. am weitesten vom Grundtyp ab.

Allen mitteleuropäischen Fordinen gemeinsam ist die durch das Fehlen des Hauptwirts (*Pistacia*) erzwungene rein anholozykl. Lebensweise. MORDVILKO (1935 usw.) faßt die ost-, mittel-, west- und nordeuropäischen Fordinen als Tertiärrelikte auf, deren ehemalige Hauptwirte im Gebiet nördlich der Alpen durch die Vereisungen vernichtet wurden. Demgegenüber weist BOERNER (1952) auf die Möglichkeit einer auf dem Luftwege (Anemochorie)

theorie) erfolgten Wiedereinwanderung hin². Für die Möglichkeit einer Neubesiedlung des nördlich der Alpen gelegenen Areals vom Mediterrangebiet aus spricht einmal die Tatsache, daß über unfreiwillige Fernflüge von Aphiden ein reiches Beobachtungsmaterial vorliegt (BOERNER, 1921, JOHNSON, 1954, und zahlreiche weitere Autoren).

Ferner verdient hier der Umstand Beachtung, daß auf hochgelegenen alpinen Firnfeldern angewohnte Aphiden bei entsprechenden Windverhältnissen in großer Zahl beobachtet werden können. Um die Vagilität der hier behandelten Formen richtig einzuschätzen, darf auch die Tatsache nicht übersehen werden, daß ein großer Teil des ehemals vergletscherten Gebietes (Alpen, Bayerische Hochebene, norddeutsches Tiefland, England, Skandinavien) zumindest von einem Teil der Arten auf jeden Fall wiederbesiedelt worden ist.

Für die Auffassung der mitteleuropäischen Fordinen als endemisches Relikt kann andererseits die verhältnismäßig große Vollständigkeit, mit der die mediterranen Arten auch nördlich der Alpen vertreten sind, geltend gemacht werden. Für eine autochthone Abkunft mancher Arten würde auch die Tatsache sprechen, daß es sich weitgehend um sehr euryoekische (hochalpine *Forda formicaria*-Populationen!), graswurzelbewohnende Formen handelt, die im nicht vergletscherten Gebiet die ungünstigen Verhältnisse der Glazialperioden sicher überstehen konnten (vgl. etwa das Vorkommen des unserm *Pemphigus bursarius* sehr nahestehenden, Graswurzeln bewohnenden *Pemphigus groenlandicus* in Grönland [HILLE RIS LAMBERS] 1952). In diesem Zusammenhang soll auch erwähnt werden, daß die Fordinen im Gegensatz zu den anderen untersuchten Gruppen eine hohe Zahl von Arten stellen, die steppenheide-ähnliche, trockene Grasfluren bevorzugen oder gar an diese Biotope gebunden sind (vgl. Teil IV, 4. Abschn.). Ein weiterer Hinweis auf den Reliktcharakter der mitteleuropäischen Fordinen mag in der hier stärker als bei den anderen untersuchten Wurzellausgruppen ausgebildeten Formicophilie gesehen werden (Teil IV, 4. Abschn.). Auch die Tatsache, daß der einzige bei mitteleuropäischen Aphiden auftretende Fall sozialparasitischer Lebensweise bei Ameisen in der Subfamilie der Fordinen angetroffen wird (*Paracletus*), spricht hierfür. Die sehr enge, sich in reiz- und ernährungsphysiologischer und biologischer Hinsicht auswirkende Bindung an den Ameisenwirt kann gut als Folge eines sich über längere Zeiträume hin erstreckenden Zusammenlebens der anholozyklischen Form mit Ameisen gedeutet werden.

In der vorliegenden Arbeit kann weder eine Entscheidung für die Relikttheorie, noch eine solche für die Annahme einer allochthon erfolgten Besiedlung getroffen werden, da hierzu eine genauere Kenntnis des Verbreitungsgebietes der einzelnen Arten und der Biologie der mediterranen Populationen (Saisonpolymorphismus, Beziehungen zu Ameisen) notwendig wäre. Als Grundlage für die vergleichend ökologisch-biologischen Betrachtungen dieser Arbeit dient lediglich die Annahme, daß die mitteleuropäischen Fordinen bereits über einen langen Zeitraum hin als anholozykl. Populationen

Eine dritte Deutungsmöglichkeit wäre mit der Annahme, daß Pistacien noch während einer der Interglazialperioden nördlich der Alpen vorhanden gewesen wären, gegeben. In diesem Fall könnten die mitteleuropäischen Fordinen als Interglazialrelikte aufgefaßt werden. Ein Nachweis diluvialer Pistazienvorkommen nördlich der Alpen liegt jedoch noch nicht vor.

leben, eine Annahme, die sich in erster Linie auf die weite Verbreitung dieser Populationen über Ost-, Mittel-, West- und teilweise Nordeuropa stützt.

Die untersuchten Arten zeigten eine weitgehende bis vollständige Übereinstimmung mit den entsprechenden mediterranen holozykl. Formen. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß bei den mediterranen Formen noch keine Untersuchungen über Variabilität und Polymorphieerscheinungen vorgenommen wurden. Die von BOERNER (1952) als Folge einer „virginogenen Formentrennung“ gedeutete morphologische Mannigfaltigkeit der Exules stellte sich in den eigenen Untersuchungen als Ausdruck eines mehr oder weniger ausgeprägten Saisonpolymorphismus dar. In der vorliegenden Arbeit werden daher die mediterranen holozykl. und die entsprechenden mitteleuropäischen anholozykl. Formen nicht als artlich verschieden aufgefaßt (vgl. Teil IV, 5. Abschn.).

Besonders bemerkenswert erscheint der Umstand, daß die Phaenologie der Geflügelten aus den mitteleuropäischen *Fordinen* Populationen noch in auffallender Weise an den jahreszeitlichen Rhythmus der entsprechenden holozykl. Stammformen erinnert. Während bei den *Anoeciinen*, *Tetraneurinen* und *Pemphiginen* die virginoparen und sexuparen Geflügelten von Juni bis November (Haupterscheinungszeit im September/Okttober) auftreten, wurden geflügelte *Fordinen* (virginopar oder sexupar) nur während eines eng begrenzten Zeitraumes (*Baizongia*, *Geoica*, *Forda formicaria*, *F. dactylidis*: Juni, *F. marginata*: Mai bis Juli) gefunden. Bei Berücksichtigung der allgemeinen Verschiebung der phaenologischen Daten infolge höherer Breitenlage entspricht dies sehr gut den Erscheinungszeiten der Sexuparen der holozykl. Form (In Süditalien etwa: März/April [ROBERTI 1939]).

Sexupare Tiere wurden im Beobachtungsgebiet nur noch bei zwei Arten (*Forda formicaria* und *Aploneura lentisci*) angetroffen. In den übrigen Fällen konnten nur virginopare Geflügelte beobachtet werden. Hier liegt offenbar die auch anderweitig bekanntgewordene Erscheinung vor, daß infolge anhaltender Anholozyklie sexupare Formen durch entsprechende virginopare Formen ersetzt worden sind (vgl. Teil IV, 5. Abschn.). Als weitere Folge der anholozyklischen Lebensweise darf der bei den einzelnen Arten jeweils bis zu einem verschiedenen Grad fortgeschrittene Abbau der geflügelten Tiere betrachtet werden.

Bei Vertretern der Gattung *Forda* liegen Verhältnisse vor, die auf eine mit Einengung des Wirtskreises verbundene Verringerung der morphologischen Variationsbreite und Biotopspezialisierung hinweisen. Die monophage Art *F. dactylidis* wird als das Ergebnis einer solchen gekoppelten ernährungsphysiologischen und morphologischen Spezialisierung gedeutet (Teil IV). Die übrigen im Beobachtungsgebiet gefundenen *Fordinae* erwiesen sich als oligophag oder polyphag.

Trib. *Baizongiini* BOERNER

Diagnose für die virginogenen Formen: Ungeflügelte mit spin., pleur. und marg., aus rundlichen Einzelporen zusammengesetzten Wachsdrüsengruppen auf Kopf, Thor. und Abd. Prim. Rhin. mit Wimperkranz. L₁ mit je einem spin. und pleur. und meist 2 marg. Borstenpaaren pro Tergit. Mit oder ohne larvaler Ant.-Einschnürung. Tarsen aller Beine 2-gl. Siphonen fehlen. Sek.

hin. der Geflügelten rundlich. Gonapophysen auch bei Ungeflügelten mehr oder weniger deutlich, stets 2höckrig.

Fundatrix und Fundatrigenien an *Pistacia*, in blasenförmigen Blattgallen. Holozykl. Form im Mittelmeergebiet verbreitet, mitteleuropäische Populationen anholozykl., vorwiegend an Gramineenwurzeln.

Bestimmungsschlüssel für die mitteleuropäischen Arten (Exules)

(2) Ungeflügelte Tiere schmal spindelförmig, 2,5- bis 3mal so lang als breit; Kopf und P.-Thor. fügen sich in den Körpermitz ein. Ant. (0,17 bis 0,27) und Rüssel (0,21–0,27) kurz, die langen Borsten der Analplatte nicht in 2 deutlichen Reihen. Abd.-Sternite ohne Porenplatten. Geflügelte besitzen auf Ant.-Gl. III bis VI je ein großes, rundes, bewimpertes Rhin. Flügel in Ruhestellung flachgelegt.

..... Gen. *Aploneura* PASS.
A. lentisci PASS.

(1) Ungeflügelte Tiere breit-eiförmig, weniger als 2mal so lang als breit, Kopf und P.-Thor. vom übrigen Abd. etwas abgesetzt. Ant. (0,33 bis 0,43) und Rüssel (0,30–0,40) relativ lang. Die langen Borsten der Analplatte deutlich 2reihig geordnet. Auf den Abd.-Sterniten 3–6 je ein kleines Drüsenpaar. Geflügelte³ auf Ant.Gl. III mit einigen querebreiten, auf Gl. IV–VI mit je einem großen Rhin.; Flügel in Ruhestellung dachförmig.

..... Gen. *Baizongia* ROND.
B. pistaciae L.

Gen. *Aploneura* PASSERINI 1863

Typ. auct.: *Tetranura lentisci* PASS. 1856.

Syn: *Tetrenema* DERBÉS 1869 (emend. THEOBALD *Tetranema* 1929), gleicher Typus. *Rhizoctonus* MOKRZECKI 1896 (Typ auct. = *Rh. ampelinus* MOKRZECKI 1896). *Tycheoides* SCHOUTEDEN 1906 (Typ auct. = *Tychea eragrostidis* PASSERINI 1860).

Diagnose für die virginogenen Formen: Die prim. Rhin. aller Stadien bewimpert. Ant. der L¹ 4-gl. Körper mit Wachsdrüsen. Die Geflügelten besitzen auf Ant.Gl. III bis VI ein großes, rundes, bewimpertes Rhin. Flügel in Ruhestellung flachgelegt. Aus Mitteleuropa bisher nur eine Art bekannt.

Aploneura lentisci (PASSERINI 1856) PASSERINI 1863

Syn. *Rhizobius poae* BUCKTON 1883. *Rh. graminis* BUCKTON 1883. *Tycheoides eragrostidis* SCHOUTEDEN 1906, DAHL 1912. *Tychea silvestrii* MORDILKO 1921. *Neorhizobius poae* DEL GUERCIO 1917.

Untersuchtes Material: 7 Präparate der Sammlung BOERNER, 5 eigene Funde.

Nach BOERNER (in BROHMER 1953).

Ad. ungeflügelter Exul

Blaß zitronengelb. Kopf, P.-Thor., Analregion und Extremitäten gelblichbraun. Tiere meist mit weißen Wachsflöckchen, die in neun segm. Querreihen angeordnet sind und das Abd. ringartig umziehen. Gestalt spindelförmig

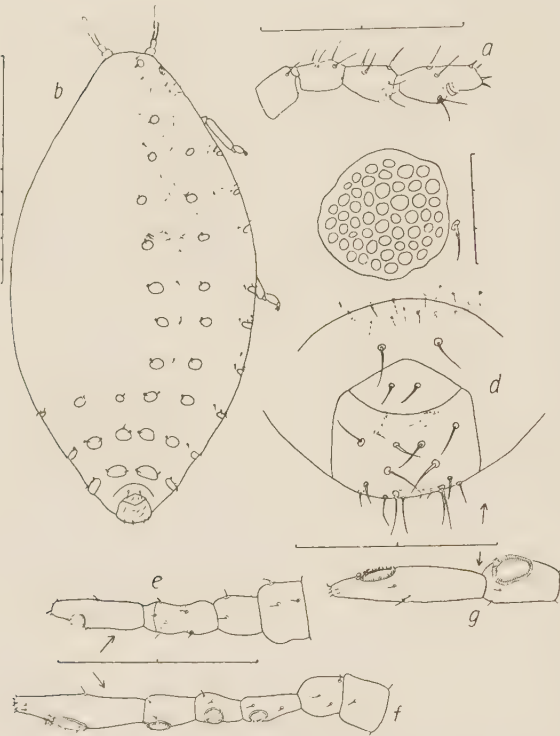


Abb. 14. *Aploneura lentisci* Pass. a Ant. der L₁; b ad. Exul; c ad. Exul, einzelne Porenplatte; d ad. Exul, Abd.-Ende. Cauda und Analplatte ausgezogen. Genitalplatte gestrichelt; e ad. Exul Ant.; f Ant. der geflügelten Sexupara; g Ant.-Endgl. (Sexupara). Maßstäbe: Teilstriche bei c = 0,01 mm; a, b, d, e, f, g = 0,1 mm

(Abb. 14b), sehr in d. Länge gestreckt, Kopf und P.-Thor. fügen sich in den Körperrumriß ein. Wachsdrüsen aus ca. 30–100 rundlichen Einzelporen (Abb. 14c) zusammengesetzt. Anordnung: Spin. Drüsenplatten: Kopf = 2 Paare, P.-Thor. bis Tergit 7: je ein Paar. Marg. Drüsenplatten: Vom P.-Thor. bis zum Tergit 7 je ein Paar. Pleur.-Drüsenplatten: Vom Ms.-Thor. bis zum Tergit 6 je ein Paar, gelegentlich unregelmäßig ausgebildet. Die Größe der Platten vom Tergit 7 (Platten etwa rechteckig, Kantenlänge ca. 0,05–0,075) bis zum Ms.-Thor. (Platten rundlich. Durchmesser ca. 0,018 bis 0,02) stetig abnehmend. Auf dem Kopf und P.-Thor. sind die Drüsenplatten wieder etwas größer (rundlich bis oval, Durchmesser 0,024 bis 0,030). Die Marg.-Platten sind größer als die Spin.- und diese wiederum größer als die Pleur.-Platten.

Körper mit spärlich verteilten Borsten. Die spin. und pleur. Borsten (0,07 bis 0,03) in der Regel am seitlichen Innenrand, die marg. Borsten vor den Drüsenplatten. Ant. 5-gl. (Abb. 14e). Gelegentlich bleibt, wenn es im Laufe der Larvalentwicklung nicht zu einer Teilung des Gl. III kommt, die 4-Gliedrigkeit der larvalen Ant. erhalten. Rhin. mit Wimperkranz. Das prox. Rhin. klein und rundlich, das dist. rundlich oval, mit gewimperten Begleitrhin. Meist ist, wie bei *Pemphigus*, das Gl. IV durch ein dünnhäutiges Zwischenstück mit Gl. III und V verbunden. Fazettenaugen fehlen, nur Triommatidien vorhanden. Rüssel kurz und dick, bis zum 2. Coxenpaar reichend.

Analregion: Cauda, Anal- und Genitalplatte schwach sklerotisiert. Tergit 8 und Cauda je mit 2 Borsten (0,03–0,04). Analplatte mit 10–20 Borsten (0,03–0,04). Diese stehen in der den Gonapophysen zugewandten Hälfte

hältnismäßig dicht, gegen die Cauda hin zeigen sie eine schwach ausgerichtete 2reihige Anordnung; alle Borsten kurz. Ein Trophobioseorgan (perianaler Haarkranz) fehlt mehr oder weniger.

Gonapophysen: 2 kleine Höcker mit je 4–7 kurzen, hakenartig nach innen gerichteten Borsten (Abb. 14d).

Körperl.	1,50–2,40	Ant.-Gl.	I	0,032–0,043	
Körperbr.	0,80–1,40	Ant.-Gl.	II	0,025–0,055	Sek.
Rüssel	0,21–0,27	Ant.-Gl.	III	0,025–0,043	Rhin.
Ant.	0,17–0,27	Ant.-Gl.	IV	0,031–0,037	fehlen
		Ant.-Gl.	V	0,073–0,091	

Längen- und Breitenmaße von mazerierten Tieren, bei lebendem Material beträgt das Verhältnis von Länge zu Breite ca. 2,5–3/1.)

Exul, Erstlarve

gelblich, Gestalt sehr langgestreckt. Bau und Anordnung der Wachsdrüsen wie bei den Ad. Alle Drüsenplatten rundlich und annähernd gleich groß. Abd.-Beborstung: je 1 Paar spin. und pleur. Borsten, 1–2 Paar marginal. Ant. 4-gl. (Abb. 14a), die prim. Rhin. mit Wimperkranz. Das prox. Glied liegt quereoval, das dist. umgreift als schmale Spange über $\frac{1}{3}$ des Gliedumfangs. Das Ant.-Endgl. ist von Gl. III durch ein dünnhäutiges Zwischenstück (wie bei *Pemphigus*) abgesetzt. Der Rüssel erreicht das dritte Coxenpaar nicht ganz. Krallborsten der Klauen gebogen, diese überragend. Analregion ähnlich wie bei den Ad., jedoch ist die Subanalbeborstung spärlicher (6–10 Borsten).

Länge der Tiere 0,70–0,80; Breite 0,25–0,35.

Ad. geflügelter Exul (sexupar)

Da nur ein eigenes geflügeltes Tier zur Verfügung steht, wurde die Beschreibung nach ROBERTI (1939) ergänzt.)

Kopf, P.-Thor. und Extremitäten schwarzbraun, Abd. dunkelgrün. Flügel werden in der Ruhestellung flachgelegt. Die Media des V.-Fl. ist einfach und gerade, die beiden Cu. sind im basalen Teil miteinander verschmolzen. Am V.-Fl. ist der Cu. 1 sehr reduziert, oft fehlt er gänzlich. Wachsdrüsen: P.-Thor. mit 2 spin. Platten. Abd.: marg. Drüsen auf Tergit 1–7, spin. Drüsen auf Tergit 5–8, pleur. Drüsen auf Tergit 5–7. Ant. 6-gl., Gl. III bis VI mit einem großen bewimperten Rhin. (Abb. 14f, g).

Körperl.	1,70–1,95	Ant.-Gl.	I	0,037	Rhin. auf
Körperbr.	0,55–0,75	Ant.-Gl.	II	0,043	
Rüssel	0,36	Ant.-Gl.	III	0,061	III 0 + 1
Ant.	0,33	Ant.-Gl.	IV	0,043	IV 0 + 1
		Ant.-Gl.	V	0,055	V 0 + 1
		Ant.-Gl.	VI	0,121	VI 0 + 1

Biologie

Lebensweise (Exules): Die Tiere saugen, tief im Boden, an den feinen Nebenwurzeln von *Bromus mollis*, *Hordeum murinum*, *Poa annua*, *P. pratensis*.

MORDVILKO (1935) als Wirt noch *Agrostis* und THEOBALD (1929) *Tritium*, *Agropyrum*, *Anthoxanthum* und *Dactylis* angibt, darf angenommen werden, daß die Art nicht auf bestimmte Grasarten spezialisiert ist.

Holozykl. Stammform und Parazyklus: Hauptwirt der im

Mittelmeergebiet lebenden holozykl. Form ist *Pistacia lentiscus*. Hier werden von den fundatrigenen Generationen an den Blättern große bohnenförmige Blasengallen gebildet. Die fundatrigenen Geflügelten erscheinen von August bis Oktober, die Sexuparen von März bis April (ROBERTI, 1939). Da im Beobachtungsgebiet gesammelten anholozykl. Populationen entsprechende morphologisch völlig den Exules der Stammform. Aus dem Erlanger Gebiet stammt ein Fund einer geflügelten Sexuparen! Über die Ausbildung geflügelter Formen im Areal der anholozykl. Populationen kann im übrigen keine Aussage gemacht werden, da nur ein sehr spärliches Material vorliegt.

Jahreszyklus der Exules: Die Überwinterung erfolgt nicht in Ameisennestern, sondern frei im Erdboden wie bei den *Pemphigini*. Mitte Juni wurde in einer Population eine sexupare Geflügelte festgestellt. Gegen den Herbst zu bestanden die einzelnen Populationen aus 40 und mehr Individuen.

Beziehungen zu Ameisen: Ameisenbesuch wurde nicht festgestellt. Da bei den winterlichen Kontrollen der Ameisenbauten, in denen die formicophilen Fördinen stets gehäuft auftraten, diese Art nicht angetroffen wurde und da hier auch, im Gegensatz zu den übrigen Fördinen, der zum Festhalten des ausgeschiedenen Honigtaus dienende perianale Haarkranz nicht entwickelt ist, darf trotz des geringen eigenen Materials angenommen werden, daß keine Formicophilie vorliegt.

Parasiten und Räuber: 1 ad. war von einer Mermithide parasitiert.

Besiedelte Biotope: Die im Beobachtungsgebiet seltene Art wurde nur in Magerrasen auf warmem, sandigem Boden und in einer Unkrautgesellschaft auf Lößboden gefunden.

Fundorte: Mittelfränkisches Becken (Erlangen), Oberrheingebiet (Kaisersstuhl).

Gen. *Baizongia* RONDANI 1848

Typ. auct.: *Aphis pistaciae* FABRICIUS 1775.

Syn.: *Pemphigella* TULLGREN 1909 (Typ. auct. = *Pemphigus cornicularius* PASSERINI = *pistaciae* LINNAEUS 1767). *Dasia* VAN DER GOOT 1918 non GRAY 1839 (Typ. auct. = *Pemphigus aedificator* BUCKTON 1893).

Diagnose für die virginogenen Formen: Die prim. Rhin. aller Stadien gewimpert, Ant. der L¹ 4-gl. Körper mit Wachsdrüsen. Ant.-Gl. III der Geflügelten mit einigen querovalen, Gl. IV–VI mit je einem großen Rhin. Flügel in Ruhehaltung dachförmig. Aus Mitteleuropa nur eine Art bekannt.

Baizongia pistaciae (LINNAEUS 1767) RONDANI 1848

Syn.: *Aphis pistaciae* LINNAEUS 1767, FABRICIUS 1775, *Pemphigus cornicularius* PASSERINI 1856 (?). *Neorhizobius stramineus* DEL GUERCIO 1917 (nach BOERNER, 1952, p. 227)⁴.

Untersuchtes Material: 23 eigene Funde.

⁴ Herrn D. HILLE RIS LAMBERS verdanke ich den Hinweis, daß auch *Tycheoides setariae* sensu THEOBALD, 1929 synonym mit *B. pistaciae* ist; allerdings handelt es sich bei der von THEOBALD aus Porlock erwähnten Art um eine *Geioica* (D. HILLE RIS LAMBERS, brieflich).

Ad. ungeflügelter Exul

schmutzig weiß bis gelblich wachsfarben. Kopf, P.-Thor., Analregion und Extremitäten bräunlich. Das ganze Tier mit weißgrauem Wachsflaum bedeckt. Gestalt eiförmig, rundlich gewölbt, Kopf und P.-Thor. vom übrigen Körper etwas abgesetzt (Abb. 15a). Wachsdrüsen: Rundlich bis oval, zusammengesetzt aus einer wechselnden Anzahl etwa gleichgroßer, abgerundeter Einzelporen. Anordnung der Drüsenplatten: Kopf: 3 hintereinander liegende spin. Drüsenpaare. P.-Thor.: Auf mehr oder weniger deutlich ausgebildeten Höckern in marg. und ein spin. Drüsenpaar. Restlicher Thor. und Abd.: Tergit 1—6: Je ein spin., pleur. und marg. Plattenpaar. Tergit 7: nur ein marg. Paar. Auf den Abd.-Sterniten 3—6 je ein Paar kleiner, schwach ausgeprägter Drüsen. Die marg. Platten (Dorsalseite) sind in die Länge gezogen und porenreicher als die rundlichen Spin.Platten. Die pleur. Drüsengruppen sehr klein, oft nur aus 1—2 Poren bestehend.

Kleine spitze Borsten sind über den ganzen Körper verteilt. Die den Spin.- und Pleur.-Drüsen zugeordneten Borsten stehen teilweise an der Innenseite der Porenplatte, die marg. Borsten befinden sich dagegen vor den Platten. Die Borsten des 7. Tergits und die abd. Marg.-Borsten sind meist von beträchtlicher Länge (bis 0,120). In der Regel werden die Marg.-Borsten gegen den Thor. hin kürzer. Ant. 5-gl., mit auffallendem Längenverhältnis der einzelnen Gl. (vgl. Maße). Die beiden prim. Wimperrhin. rundlich, das dist. besitzt gewimperte Begleitrhin. Fazettenaugen fehlen, stets nur Triommadien vorhanden.

Rüssel kurz und breit, das 2. Coxenpaar meist noch überragend. Analregion: Genital- und Analplatte, Cauda und Sternit 8 (selten 7) leicht sklerotisiert. Cauda nur mit kurzen Borsten. Die Analplatte mit 2 Längsreihen von insgesamt 6—10 langen (0,060—0,120), schwach gegen die Cauda hingebogenen Borsten, die zusammen mit denen des 8. Tergits (meist 6, Länge 0,060—0,090) das Trophobioseorgan bilden. Gonapophysen: 2 kleine, schwach sklerotisierte Höcker mit 5—8 Borsten (Abb. 15b).

Körperl. 1,40—2,25 Ant.-Gl. I 0,043—0,060 Marg. Borsten des
Körperbr. 1,05—1,60 Ant.-Gl. II 0,049—0,073 Terg. 7: 0,067—0,120
Rüssel 0,30—0,40 Ant.-Gl. III 0,060—0,091 Terg. 6: 0,030—0,127

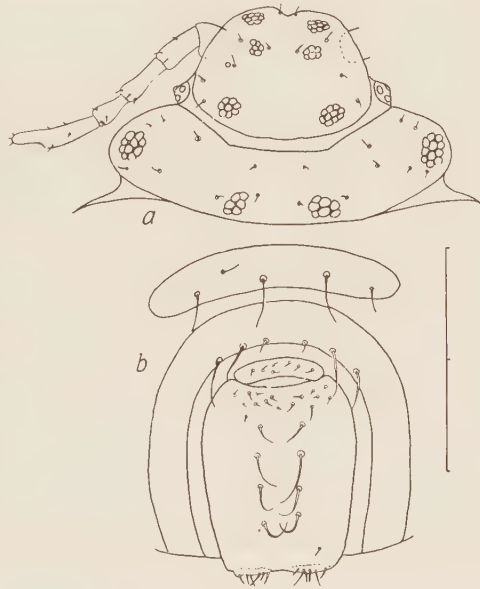


Abb. 15. *Baizongia pistacae* L., ad. Exul. a Kopf und P.-Thor.; b. Analregion (Tergit 7, 8, Cauda, Analplatte und Gonapophysen). Maßstab: Teilstriche 0,1 mm

Ant.	0,33—0,43	Ant.-Gl. IV	0,049—0,060	Terg. 5:	0,010—0,07
		Ant.-Gl. V	0,110—0,140	Subanalborsten:	0,060—0,11
				Sek. Rhin. fehlen	

Exul, Erstlarve

Schmutzig grünlich. Kopf, P.-Thor. und Analregion bräunlich. Gestalt langgestreckt oval (Länge 0,90—1,10; Breite 0,40—0,60). Die Dorsaldrüsen entsprechen in Bau und Anordnung denen der Ad. Die Begleitborsten der Drüsen liegen entweder auf einem Skleritplättchen oder sind von einem Skleritring umgeben. (Reste einer ehemaligen segmental angeordneten Panzerung). Abd.-Borsten: je 1 Paar spin. und pleur. Borsten, 1—2 Paar marg. Borsten. Marg.-Borsten und Borsten der Analregion: bis 0,100, die übrigen Borsten bis 0,060. Ant. 4gl., beborstet (Ant. Borsten mitunter länger als der Gl. Durchmesser). Rhin. wie bei den Ad. Rüssel überragt das 3. Coxenpaar. Beine: 1. Tarsengl. mit 2 Borsten, Krallborsten gebogen, die Klauen überragend. Analregion nur mit 2 kurzen Subanalborsten. Perianaler Borstenkranz dagegen wie beim Ad.

Zur Variabilität der Art

Der Vergleich der 23 untersuchten Populationen mit den Literaturangaben ergibt eine gute Übereinstimmung. Stark variabel ist beim eigenen Material lediglich die Länge der Marg.-Borsten. Diese starken Schwankungen werden oft schon innerhalb einer Population angetroffen. Eine jahreszeitliche Abhängigkeit der Variabilität konnte nicht gefunden werden.

Biologie

Wirte (Exules): Die Tiere saugen an Wurzeln von *Agrostis alba*, *A. tenuis*; *Corynephorus canescens*; *Dactylis glomerata*; *Festuca ovina*; *Poa pratensis*. In einem *Lasius flavus*-Nest wurde eine Population gefunden, die an feinen Würzelchen von *Veronica chamaedrys* saugte! Übertragungsver-suche konnten nicht angestellt werden.

Holozykl. Stammform und Parazyklus. Bisher war von dieser Art nur die holozykl. Stammform bekannt (BOERNER 1952). Diese ist im Mittelmeergebiet verbreitet und geht nordwärts bis Südtirol. Fundatrix und Fundatrigenien bewohnen gemeinsam große kuhhornähnliche Blattgallen an *Pistacia terebinthus*. Die im Beobachtungsgebiet gefundenen parazykl. Populationen weichen morphologisch von den entsprechenden Generationen der Stammform nicht ab. Dagegen scheinen die geflügelten Formen weitgehend oder völlig (im Beobachtungsgebiet kein Fund geflügelter Tiere) verlorengegangen zu sein⁵.

Jahreszyklus der Exules. Die Überwinterung (Ad. und Juv.) erfolgte in den Nestern von *Lasius flavus*. Anfang März wurden bereits die ersten Tiere an freiwachsenden Gramineen gefunden. Von Ende März an waren die Tiere völlig aus den Ameisenhaufen verschwunden. Die Individuenzahl der Sommerkolonien schwankte zwischen 5—30 Tieren. Die Besiedlung neuer Wirte scheint in erster Linie durch die recht beweglichen Jung-

⁵ Herr D. HILLE RIS LAMBERS teilte mir freundlicherweise mit, daß *B. pistaciae* von ihm für Borkum festgestellt worden sei. Die betreffenden Tiere bildeten im Herbst (in künstlichen Ameisennestern) virginopare Geflügelte aus. (D. HILLE RIS LAMBERS, brieflich).

ren vollzogen zu werden. Die ausgewachsenen Individuen bewegen sich im noch. Geflügelte Formen wurden nicht gefunden. Mitte November waren die Populationen vollständig in die Ameisennester zurückgeschleppt worden. Beim Öffnen eines *Lasius flavus*-Nestes im Dezember wurden über 50 Tiere gefunden, diese saugten teils noch an Wurzeln, teils saßen sie an der Decke eigener Aphidenkammern. Im Gegensatz zu den übrigen im Nest befindlichen Aphiden hatten sie noch nicht mit dem Absetzen von Junglarven aufgehört. Ein morphologischer Unterschied zwischen den im Sommer gefundenen im Winter gesammelten Populationen konnte nicht festgestellt werden.

Beziehungen zu Ameisen. *Baizongia pistaciae* ist eine formicophile Art. Folgende Ameisen wurden beim Besuch oder der Pflege beobachtet: *Lasius flavus* (14×), *L. niger* (2×); *Solenopsis fugax* (2×); *Tetramorium caespitum* (1×). Insgesamt wurden ca. 85 % der beobachteten Kolonien zusammen mit Ameisen gefunden.

Parasiten und Räuber wurden nicht angetroffen.

Besiedelte Biotope: Der Verbreitungsschwerpunkt der beobachteten Populationen lag in trockenwarmen Biotopen. Die Art wurde in Steppengesellschaften, in der Silbergrasflur (auf trockenheißen, vegetationslosen Sanddünen) und in Magerrasen angetroffen. Gelegentlich wurden die Tiere auch in Wiesen auf mäßig feuchtem Boden gefunden.

Fundorte: Die Art ist neu für die deutsche Fauna. Die eigenen Funde deuten auf eine weite Verbreitung im süddeutschen Raum hin. Mittelfränkisches Becken, Fränkischer Jura, Maingebiet, Oberrhein (Kaiserstuhl), bayrische Hochebene.

Trib. Geoicini BOERNER

Diagnose für die virginogenen Formen: Ungeflügelte ohne Wachsdrüsenhaare. Prim. Rhin. mit Wimperkranz. Der ganze Körper der ungeflügelten Exules mit netzartig gefeldelter Cuticula. Borsten der Erstlarven nicht spin., pleur. und marg. Längsreihen angeordnet, sondern dicht über den ganzen Rücken verteilt. Larvale Ant. ohne Einschnürung. Tarsen 2gl. Siphonien fehlen. Cauda sehr klein. Analöffnung auf die Dorsalseite verschoben. Mit Spitz- und Spatelborsten. Sek. Rhin. der Geflügelten rundlich. Gonapophysen auch bei Ungeflügelten deutlich, 2höckrig. Fundatrix und Fundatrizen an *Pistacia*, in Blasengallen, die dem Mittelnerv der Fliederblätter anliegend aufsitzen. Holozykl. Form im Mittelmeergebiet verbreitet, mitteleuropäische Populationen anholozykl. an Wurzeln von Gramineen. Nur eine Art.

Gen. Geoica HART 1894

Typ. auct.: *G. squamosa* HART 1894 (Nordamerika). Syn.: *Trinacriella* DEL GUERCIO 1914 (Typ. auct. = *T. magnifica* DEL GUERCIO). *Serrataphis* VAN DER GOOT 1917 (Typ. auct. = *Tetraneura lucifuga* ZEHNTNER 1897). *Pemphigus* MORDVILKO 1928 (Typ. auct. *P. muticae* MORDVILKO).

Aus Mitteleuropa sind 2 Arten bekannt.

Bestimmungsschlüssel für die mitteleuropäischen Arten (Exules)

- 1 (2) Prox. prim. Rhin. der ad. Ungeflügelten queroval. Analplatte mit bis 16 großen (0,07—0,12), in 2 Längsreihen angeordneten Borsten. Erstlarven blaß graugrün.

... *G. setulosa* PA

- 2 (1) Prox. prim. Rhin. der ad. Ungeflügelten rundlich oder eiförmig. Analplatte mit zahlreichen (über 60) kurzen bis mittellangen (0,015—0,055) Borsten, die ungeordnet über die ganze Fläche verteilt sind. Erstlarven weißlichgelb.

... *G. utricularia* sens. MORDVIL

Geoica utricularia sensu MORDVILKO 1927

Syn.: *Tychea eragrostidis* PASSERINI 1860, *T. setariae* PASSERINI 1860. *Endopellucida* BUCKTON 1882, *E. carnosa* BUCKTON 1883. *Geoica squamosa* sensu THEOBALD 1929. *G. discreta* BOERNER 1952.

Eine nur in der fundatrigenen Serie unterscheidbare Unterart ist *G. utricularia muticae* MORDVILKO 1935.

Anmerkung: Herr D. HILLE RIS LAMBERS wies mich darauf hin, daß *G. utricularia* sensu MORDV. nicht mit *G. utricularia* sensu ROBERTI 1939 identisch ist; er ermöglichte mir freundlicherweise auch die Durchsicht einiger Präparate von *G. utricularia* sensu ROBERTI sowie einiger aus PASSERINI'S Sammlung ausgewählter Lectotypen. ROBERTI'S *Geoica „utricularia“* unterscheidet sich von *G. utricularia* sensu MORDV. 1927, MARTELLI 1950, BOERNER 1952 durch eine viel dichtere Beborstung der Analplatte (ROBERTI, 1939, Fig. XXXVI). Ich stehen also der von PASSERINI vom Hauptwirt beschriebenen Art *Pemphigus* (= *Geoica utricularius* PASSERINI 1856 die beiden bisher nur vom Nebenwirt bekannten Arten *Geoica utricularia* sensu MORDVILKO und *G. utricularia* sensu ROBERTI gegenüber. Eine endgültig systematische Abklärung ist erst möglich, wenn der Migrationstest von *Pistacia* zu Gramineen durchgeführt ist. Die vorliegende Arbeit folgt MORDVILKO, der die virginogenen Wurzelpopulationen seiner *Geoica „utricularia“* auf Grund eines Vergleiches der Junglarven von Exules und Emigrantes der Gallenform *Pemphigus* (= *Geoica utricularius* PASSERINI 1856 zuordnete. Sollte ein mit dieser Gallenform durchgeführter Migrationstest den Nachweis erbringen, daß MORDVILKO'S Benennung irrtümlich erfolgte, dann wird *Geoica utricularia* sensu MORDVILKO synonym mit *Geoica eragrostidis* PASSERINI 1860.

Untersuchtes Material: 15 Präparate der Sammlung BOERNER,
65 eigene Funde.

Ad. ungeflügelter Exul

Schmutzig bräunlichweiß bis gelblichweiß. Kopf, Ant., Extremitäten und Analregion bräunlich. Auf den letzten beiden Tergiten ein brauner Querstreif. Der ganze Körper gleichmäßig mit feinem Wachsstaub bedeckt. Die Stiele der Spatelborsten gelegentlich schwarz, Körper breitoval, flachgewölbt. Das Abd. oft mit seitlichen Randwülsten. Bei lebenden Tieren Cuticula mit gut wahrnehmbarer Netzstruktur. Auf den die einzelnen Felder begrenzenden Linien befinden sich die wachsausscheidenden Poren. Gestalt und Größe der Borsten schwankt außerordentlich stark (Abb. 16a—f). Es kommen gerade, ± lange Spitzborsten, gerade oder leicht gebogene, am Ende löffelförmig gestaltete Borsten, winklig abgebogene und in ein großes Blatt mit unregelmäßig gezähmtem Rand verbreiterte Spatelborsten und tiefgespaltene Gabelborsten vor. (Verteilung dieser Borstentypen auf die einzelnen Varianten siehe Tab. 5). Die Borsten der Abd.-Tergite in 2—4 Querreihen

glich Tergit 8,7
nchmal 6) mit ein-
ig angeordneten
sten. Die langen
sten auf Tergit 8
(Trophobioseorgan)
el an den Hinterrand
lickt und unterliegen
jahreszeitlichen
gen- und Gestalt-
hsel der sonstigen
sten nicht. Ant. 4gl.
r (durch Teilung des
III) 5gl., mit Spitz-
r Spatelborsten be-
t. Die beiden prim.
n.mit Wimperkranz
b. 16i). Das prox.
n. ist rundlich oder
ormig und klein
urchmesser etwa =
bis $\frac{1}{5}$ des Gl.-Durch-
ssers). Das dist. Rhin.
ein bis drei Mal so
g als breit (Länge
a gleich dem dritten
l des Gl.-Durchmes-
sers). Es besitzt gewim-
te Begleitrhin. Fa-
tenaugen fehlen.
ssel reicht bis zum
Coxenpaar. Anal-
ion (Abb. 16g, h):
e kleine, halbmond-
mige Cauda mit ein-
zwei Reihen kurzer
ersten. Die Anal-

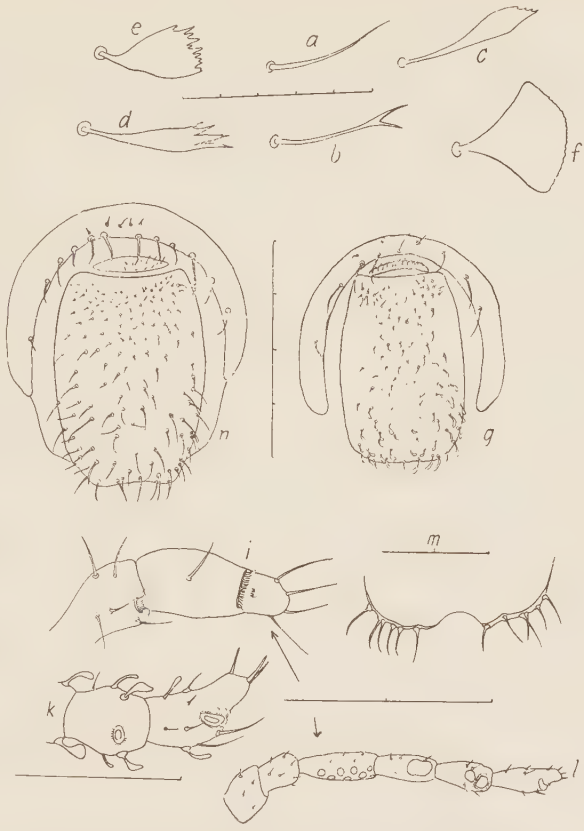


Abb. 16. *Geocica utricularia* sensu MORDV. a-f Borstentypen des ad. Exul (a = Spitzborste, b = Gabelborste, c = löffelförmige Borste, d + e geschlitzte Spatelborsten, f = schuppenförmige Spatelborste); g ad. Exul. Abd.-Ende (Tergit 8. Cauda und Analplatte bei der Variante C₂ (Sommerform); h ad. Exul. Abd.-Ende bei der Variante B₁; i Ant.-Endgl. des ad. Exul; k Exul, Ant.-Endgl. der L₁; l Ant. des geflügelten virginoparen Exul; m Exul, Gonapophysen. Maßstäbe: Teilstriche bei a, b, c, d, e, f. m = 0.01 mm, g, h, i, k, l = 0,1 mm

nung liegt dorsal. Die große, fast rechteckige Analplatte mit zahlreichen (über 60) ungeordnet über die ganze Fläche verteilten Borsten, die gegen die Cauda hin an Größe abnehmen und näher zusammenrücken (Länge der Spatelborsten 0,015–0,055). Gonapophysen aus 2 großen sklerotisierten Kernen mit je 4–10 hakenartig gekrümmten Borsten bestehend.

		4gl. Ant.	5gl. Ant.
Ant.-Gl.	I	0,060–0,091	0,067–0,085
"	II	0,080–0,086	0,067–0,091
"	III	0,190–0,230	0,103–0,150
"	IV	0,097–0,103	0,055–0,090
"	V	—	0,097–0,103
Sek. Rhin.			fehlen.
perl.	1,55–2,24		
erperbr.	1,06–1,40		
ssel	0,45–0,62		
t. 4gl.	0,42–0,51		
t. 5gl.	0,39–0,50		
sale Spitzborsten:	0,025–0,086		
sale Spatelborsten:	0,025–0,030		
rg.-Borsten:	0,030–0,120		

Exul, Erstlarve

Blaßgelblich, Augen dunkelrot, schwach mit weißem Wachs-puder bedeckt. Gestalt länglich-oval (Länge 1,16—1,26, Breite 0,52—0,69). Beborstung: Es kommen die gleichen Borstentypen vor wie bei den Ad. Spitzborstige Tiere mit nur je einer Borstenreihe pro Abd. Segm., Tiere mit Spatelborsten besitzen mitunter 2 Reihen pro Tergit. Das Analsternit mit etwa gleichlangen, locker verteilten Spitzenborsten. Ant. 4gl. Länge 0,37—0,39. Das prox. prim. Rhin. immer klein und rundlich bis rundlich-oval, das distale Rhin. oft etwas in die Länge gezogen (Abb. 16k). Rüssel 0,40 bis 0,41.

Ad. geflügelter Exul (virginopar)

Kopf, Thor. und Extremitäten schwarzbraun, Abd. blaßgrün, auf den Tergiten jeweils mit einem dunkelbraunen Querstreif. Analregion und Ventralseite des Abd. leicht mit Wachs-puder bedeckt. Die Spatelborsten hellweißlich. Fl.-Geäder: V.-Fl.: Radialramus schwach gebogen, Media ungebogelt, distal und prox. frei endend. Die beiden Cu. mit gemeinsamem Ursprung, sie divergieren dist. stark.

H.-Fl.: Cu. 1 und 2 getrennt. Keine besonderen Cuticularstrukturen. Gegen den Thor. hin lösen sich die sklerotisierten Querbänder der Abd. Tergite mehr und mehr in kleine Skleritplättchen auf. Ant. 6gl. (Abb. 16b). Die Größe der rundlichen bis ovalen sek. Rhin. stark schwankend (von $\frac{1}{3}$ bis zum vollen Betrag des Gl.-Durchmessers). Die beiden prim. Rhin. bewimpert, das prox. ist rundlich (Durchmesser = ca. $\frac{3}{4}$ des

Tabelle 5
Der Saisonpolymorphismus bei *G. utricularia* sens. MORDV.

Var.	Größe	Dorsalborsten Gestalt	Form	Größe	Subanalborsten Gestalt	Form	Name	Autor
A	0,025 — 0,086	± gerade	spitz	0,015 — 0,055	gerade	spitz	<i>G. pellucida</i>	BUCKTON (sens. ROBERTI 1939)
B ₁	"	"	teils spitz, teils löffelf.	"	"	"	—	—
B ₂	"	teils gerade, teils geknickt	teils löffelf., teils spatelf.	"	teils gerade, teils gebogen	"	—	—
C ₁	0,025 — 0,030	winklig geknickt	breit blattf.	"	"	"	<i>G. carmosa</i>	BUCKTON (sens. ROBERTI 1939)
C ₂	"	"	"	0,015 — 0,025	winklig geknickt	z. T. spatelförmig	<i>G. utricularia</i>	PASSERINI (sens. MORDV. 1927 1935)

-Durchmessers), das dist. ist querelliptisch (Länge = ca. 1/2 Gl.-Umfang), besitzt ein paar bewimperte Begleitrhin. Analregion und Gonapophysen beim ungeflügelten Exul.

Körperl.	1,85	Ant.-Gl.	I 0,060	Rhin. auf
Körperbr.	0,89	"	II 0,073	
-Fl.	2,10	"	III 0,127	III 3 — 9
Wissel	0,40	"	IV 0,085	IV 1 — 2
Ant.	0,54	"	V 0,085	V 0 — 1 + 1
		"	VI 0,110	VI 0 + 1

Zur Variabilität der Art

Die Varianten. In Tab. 5 werden die im Beobachtungsgebiet gefundenen Varianten aufgeführt. Beigefügt sind die Namen, mit denen diese Varianten in Schrifttum bezeichnet werden. Es sind nur die wichtigeren Zwischenformen berücksichtigt worden. Abb. 16a—f gibt die bei den einzelnen Varianten vorkommenden Borstentypen wieder.

Variantenumwandlung. Bereits MORDVILKO (1935) und später BOERNER (1952) weisen darauf hin, daß die Borstenform bei den einzelnen Generationen von *Geoica* wechseln kann⁶. Durch Zuchtversuche und durch Vergleich von Muttertier und Embryonen konnten diese Beobachtungen bestätigt werden. Berücksichtigt man der Übersicht halber die Zwischenformen nicht, dann wurden beim eigenen Material folgende Zuchtergebnisse erzielt:

Muttertier	Tochtergeneration
1. mit Spitzborsten	mit Spitzborsten
2. " "	mit Spatelborsten
3. mit Spatelborsten	mit Spatelborsten
4. " "	einige Juv. mit Spatel-, andere mit Spitzborsten
5. " "	mit Spitzborsten

Während der Larvenentwicklung blieb der jeweilige Borstentyp konstant. Jahreszeitliches Auftreten der Varianten. In der Tab. 6 sind jeweils auf den Sammelmonat bezogen — die Varianten der eigenen *Geoica utricularia*-Funde und die der Sammlung BOERNER eingetragen. Die Ziffern bezeichnen die Zahl der Funde, in denen die betreffende Variante beobachtet wurde. Das Auftreten geflügelter Formen ist mit + angedeutet.

Tabelle 6

Jahreszeitliche Verteilung der Varianten von *Geoica utricularia* sensu MORDV.

Geflügelte:				+++				(+)					
Var.	C ₂	1		2	6	4	4	1	1	1	1		
”	C ₁		9	7	1					4	2	1	
”	B ₂		1	1	3	1				2			
”	B ₁	1	2	5	3					2		2	
”	A	1		13	3			1	1	5	3	5	
Monat:		I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.

Herr D. HILLE RIS LAMBERS beobachtete eine entsprechende Polymorphie auch bei *G. utricularia* sensu ROBERTI 1939 und bei der ostasiatischen *G. lucifuga* ZEHNTER (HILLE RIS LAMBERS, brieflich).

Mit diesem Verteilungsbild stimmen die von anderen Autoren gegebenen Funddaten gut überein:

THEOBALD (1926) — englisches Material.

Synonym		Variante	Funddaten
<i>G. pellucida</i>	=	A	25. 9.
<i>G. squamosa</i>	=	C	25. 4., 26. 5.
<i>G. carnososa</i>	=	C	17., 25. + 29. 4., 9. + 26. 6., 23. 12.

ROBERTI (1939) — italienisches Material.

Synonym		Variante	Funddaten
<i>G. pellucida</i>	=	A	25. 11.
<i>G. carnososa</i>	=	C ₁	März

MORDVILKO (1935) — russisches Material.

<i>G. utricularia</i>	=	Var. C ₂	29. 8.
-----------------------	---	---------------------	--------

Der Saisonpolymorphismus bei *G. utricularia* sens. MORDV.

Das jahreszeitlich beeinflusste Auftreten der einzelnen Varianten von *G. utricularia* wird als Saisonpolymorphismus gedeutet. Die spitzborstige Winterform (= Variante A) wurde bisher übereinstimmend von Januar bis April und von Ende August bis zum Dezember angetroffen. Von März an bilden die einzelnen Populationen in zunehmendem Maß Varianten mit Spatelborsten aus. Über die Zwischenformen B₂ und C₁ führt die Entwicklung zur „Sommerform“ = C₂, die in den Monaten Mai bis August zahlenmäßig vorherrscht. Vom Oktober an nehmen die Zwischenformen und die Winterformen wieder zu, während die Sommervariante allmählich zurückgeht (ein vereinzelter Fund noch aus dem Januar). Ob auch die Varianten C₁ und B₂ den Sommer zu überdauern vermögen, oder ob sie sich im Herbst wieder erneuern und so zur Winterform A überleiten, ist noch ungewiß. Wie bei den anderen polymorphen Foriden erscheint auch bei *G. utricularia* zugleich mit dem stärksten Auftreten der Sommervariante die geflügelte Form.

Systematische Folgerungen

Es ist bei den untersuchten 80 Populationen nicht gelungen, innerhalb der großen, jahreszeitlich bedingten morphologischen Schwankungen bestimmte konstant bleibende Merkmale zu erfassen, die eine Aufgliederung des Materials in Untergruppen ermöglicht hätten. Demgegenüber konnten aber sämtliche aufgefundenen Varianten von *G. utricularia* sens. MORDV. von der ebenfalls Varianten ausbildenden Nachbarart *G. setulosa* PASSERINI unterschieden werden (Gestalt des prim. Rhin., Anordnung der Subanalborsten, Farbe der L₁). Die 80 untersuchten Populationen werden als Angehörige einer Art betrachtet.

Da die Gestalt der Borsten einen nur sehr beschränkten diagnostischen Wert besitzt und die übrigen Unterschiede des eigenen Materials gegenüber *G. carnososa* BUCKTON, 1883 (sensu ROBERTI, 1939, Subanalborstenlänge = 0,065) und *G. pellucida* BUCKTON, 1882 (sensu ROBERTI, 1939, Subanalborstenlänge = 0,08) infolge der bei dem eigenen Material beobachteten großen Variabilität der Borstenlänge nur geringfügig erscheinen, wird *G. carnososa* und *G. pellucida* für synonym mit *G. utricularia* sens. MORDV. gehalten.

Biologie

Wirte (Exules). Im Gegensatz zu *Forda* saugt *Geoica* fast ausschließlich an den feinen Nebenwurzeln der Wirtspflanze und meist tief im Erdboden.

Arten: *Agrostis tenuis*, *Alopecurus pratensis*, *Arrhenatherum elatius*, *Bromus vilis*, *Calamagrostis* spec., *Corynephorus canescens*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *F. pratensis*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Hordeum stricta*, *Phleum pratensis*, *Poa annua*.

Wirtsbindung. Übertragungsversuche innerhalb der Familie der Gramineen verliefen positiv. Eine Bindung an bestimmte Grasarten wurde nicht festgestellt.

Holozyklus und Parazyklus (vgl. die Anmerkung auf p. 140). Nach MORDVILKO, 1935, ist *Pistacia terebinthus* als Hauptwirt der holozyklischen Form zu betrachten. Für die Unterart *G. utricularia muticae* MORDV. (nur der fundatrigenen Reihe von *G. utricularia* sens. MORDV. zu unterscheiden) wird *Pistacia mutica* als Hauptwirt genannt. Da eine Aufzucht der Migranten nachkommen bis zum ad. Exul noch nicht durchgeführt wurde, sind noch keine endgültigen Aussagen über das Verhältnis von Holozyklus und Parazyklus möglich. Vor allem kann die Frage, ob mit der andauernden Holozyklie der mitteleuropäischen Populationen morphologische Umwandlungen der Exules verknüpft sind, noch nicht sicher entschieden werden. Die Tatsache, daß im Mittelmeergebiet Formen auftreten (vgl. ROBERTI, 1939, MARTELLI, 1950 usw.), die mit den in Mitteleuropa gefundenen Varianten übereinstimmen, läßt vermuten, daß sich die mitteleuropäischen, oligatorisch anholozyklisch lebenden Populationen morphologisch kaum von der Stammform entfernt haben. Der Umstand, daß von den Gallenflügelten ebenfalls eine gemischte Nachkommenschaft abgesetzt werden kann (MORDVILKO, 1935), zeigt, daß auch die Polymorphie der Beborstung eine im Gefolge der anholozyklischen Lebensweise aufgetretene Neuerwerbung darstellt, sondern daß diese morphologische Plastizität offenbar Haupt- und Nebenvirtsgenerationen gemeinsam ist. Da im Beobachtungsgebiet nur noch bei 30 % der während des entsprechenden Zeitraums untersuchten Populationen die Ausbildung von Geflügelten festgestellt werden konnte, ist anzunehmen, daß mit der anhaltenden Anholozyklie ein Rückgang in der Geflügeltenproduktion eingetreten ist. Geflügelte Sexupare wurden im Material der anholozyklischen Form bislang nicht gefunden.

Jahreszyklus der Exules. Die überwinterten Tiere (Ad. und Juv.) wurden in Nestern von *Lasius flavus* und *Tetramorium caespitum* angetroffen. Bereits Anfang März konnten Populationen an freiwachsenden Gramineen beobachtet werden. In der Regel wurden die Ameisenbauten aber erst Mitte April verlassen. Um diese Zeit geht die zunächst vorherrschende Stützborstige Winterform stark zurück, um gegen Ende April ganz zu verschwinden. Statt dessen bilden die Kolonien über verschiedene Zwischenformen immer stärker die Sommerform aus. Diese stellt bereits im Juni den größten Anteil aller Tiere und herrscht im Juli und August völlig vor. Virgopare Geflügelte (in ca. 30 % der während des betreffenden Zeitabschnitts beobachteten Populationen) traten von Mitte bis Ende Juni auf. Ein einmaliger Fund einer Geflügelten in der Mitte des Oktobers scheint einen Ausnahmefall zu bilden. Vom September an wurden wieder die Zwischenformen und die Winterform gefunden. Diese nehmen gegen das Jahresende hin auf Kosten der Sommerform stetig zu. Mitte Oktober werden die Tiere von den Ameisenbauten zurückgebracht. Es wurden in diesen aber auch den ganzen Sommer über einzelne Vertreter von *G. utricularia* festgestellt. Während die Tiere an freiwachsenden Graswurzeln nicht allzu häufig zur Beobachtung gelangten, konnten sie im Winterhalbjahr in Ameisennestern jeder-

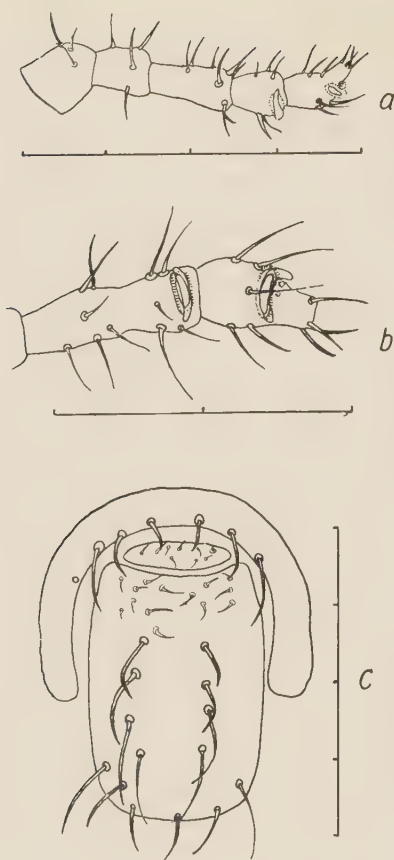


Abb. 17. *Geoica setulosa* Pass. a Ant. des ad. Exul; b Ant.-Endgl. der L₁ (Exul); c Analregion des ad. Exul (Tergit 8, Cauda und Analplatte). Maßstab: Teilstriche 0,1 mm

zeit in großer Zahl gefunden werden. Ende Dezember wurden in einem einzigen *Lasius flavus*-Bau allein über 10 Tiere dieser Art angetroffen.

Beziehungen zu Ameisen. Die Formicophilie ist bei *G. utricularia* noch etwas stärker ausgebildet als bei den *Forda*-Arten (Vorkommen von Sommerpopulationen in Ameisenhaufen). Jedoch ist *G. utricularia*, wie Zuchtversuche zeigten, nicht unmittelbar auf Ameisen angewiesen. Folgende Ameisenarten wurden beim Besuch oder bei der Pflege von *G. utricularia* beobachtet: *Lasius flavus* (37 ×), *L. niger* (3 ×), *Tetramorium caespitum* (6 ×), *Solenopsis fugax* (1 ×). 77% aller Populationen wurden zusammen mit Ameisen gefunden. Ein Trophobioseorgan ist entwickelt.

Parasiten und Räuber wurden nicht festgestellt.

Besiedelte Biotope. *Geoica utricularia* ist, wie schon die Liste der diese Aphidenart besuchenden Ameisen zeigt, etwas weniger eurytop als *Forda*. Die Tiere wurden in Fettwiesen, Magerrasen in der Silbergrasflur und vereinzelt in Riedwiesen gefunden. Der Verbreitungsschwerpunkt liegt in Grasland auf trockenen, warmen Böden.

Fundorte: Mittelfränkisches Becken, Fränkischer Jura, Maingebiet, Pfälzer Bergland, Oberrheingebiet, Schwarzwald (bis ca. 700 m Meereshöhe), Schwäbisch-Bayerische Hochebene.

Geoica setulosa PASSERINI 1860

Syn.: *Tychea setulosa* PASSERINI 1860, *Tycheoides setulosa* THEOBALD 1929, *Geoica herculanea* MORDVILKO 1935.

Untersuchtes Material: 4 Präparate der Sammlung BOERNER, 19 eigene Funde.

Ad. ungeflügelter Exul

Schmutzigweiß, Abd. bei Tieren mit Embryonen grünlichgrau. Kopf, Ant., P.-Thor. und Abd.-Ende ± gelblich-braun. Der ganze Körper mit feinem Wachsstaub bedeckt. Gestalt breitoval, flachgewölbt. Mit mehr oder weniger deutlichem seitlichen Randwulst. Cuticula wie bei *G. utricularia* mit Netzstruktur. Gestalt und Größe der Borsten schwankend. Es treten Spitzbor-

en, löffelförmig gestaltete Borsten und winklig geknickte, blattförmig erweiterte Spatelborsten auf. Jedes Tergit, mit Ausnahme der beiden letzten, mit mehreren Borstenreihen. Die Borsten auf Tergit 8 sind schwach gebogen und lang (= Trophobioseorgan). Ant. 4- oder 5-gl. (Abb. 17a). 4-gl. Ant. liegen vor, wenn die Einschnürung des Gl. III unterbleibt. Die prim. Rhin. mit Wimperkranz. Das prox. Rhin. ist im Gegensatz zu *G. utricularia* queroval, es besitzt ein lang ausgezogenes und halbmondförmig gekrümmtes Rhin.-Bläschen. Das dist. Rhin. umgreift als schmale Spange über die Hälfte des Gl.-Umfangs. Fazettenaugen fehlen, es sind nur Triommatidien entwickelt. Rüssel kurz und breit, bis zum 2. Coxenpaar reichend. Analregion (Abb. 17c). Gestalt von Cauda und Analplatte wie bei *G. utricularia*. Die Analplatte trägt jedoch im Gegensatz zu jener Art nur 12 bis 16 große (0,07 bis 0,12) in 2 Längsreihen angeordnete Spitzborsten. Der analwärts gerichtete Rand der Platte ist mit kleinen, unregelmäßig gestellten Borsten besetzt. Als Gonapophysen sind 2 große, kaum sklerotisierte Höcker mit je 6–10 Borsten (0,040–0,050) entwickelt.

Körperl.	1,60–2,60	Ant.-Gl.	I	0,073–0,091	Sek. Rhin.
Körperbr.	1,10–1,80	„	II	0,067–0,086	fehlen
Rüssel	0,45–0,52	„	III	0,091–0,109	
Ant.	0,38–0,44	„	IV	0,060–0,067	
		„	V	0,086–0,091	
Reihig angeordnete Analborsten =				0,07–0,120	
Dorsalborsten =				0,03–0,07	

Exul, Erstlarve

laß graugrün, Kopf, Ant., P.-Thor. und Extremitäten weißlich bis bräunlichgelb. Gestalt länglichoval. Körperl. = 0,90–1,20, Körperbr. = 0,45 bis 0,75. Borstentypen wie bei den Ad., jedoch nur eine Borstenreihe pro Tergit. Anordnung der Subanalborsten wie bei den Ad. Ant. 4-gl. (Abb. 17b). Die beiden prim. Rhin. umgreifen als schmale Spangen $\frac{1}{2}$ – $\frac{2}{3}$ des Gl.-Umfangs. Rüssellänge = 0,33–0,49.

Zur Variabilität der Art

Die Varianten. Wie bei *G. utricularia* lassen sich nach der Ausbildung der Dorsalbeborstung verschiedene Varianten unterscheiden. Variante A besitzt nur gerade Spitzborsten. Variante B trägt sowohl Spitz- als auch Spatelborsten. Variante C zeigt auf der Dorsalseite nur winklig abgegebene Spatelborsten.

Durch Zuchtversuche und Untersuchung von Muttertier und Embryo lassen sich folgende Variantenumwandlungen beobachten:

Muttertier	Tochtergeneration
Variante A	Variante A
Variante A	Variante B
Variante A	Variante C
Variante B	Variante A

Während der Larvalentwicklung bleibt der jeweilige Borstentyp erhalten.

Das jahreszeitliche Auftreten der Varianten. Von dieser nicht häufigen Art konnten nur 19 Funde untersucht werden. Tab. 7 gibt die Häufigkeit der einzelnen Varianten für die Beobachtungsmonate wieder. Die Ziffern bezeichnen die Anzahl der Funde, in denen die betreffende Variante getroffen wurde.

Tabelle 7

Jahreszeitliche Verteilung der Varianten von *G. setulosa* PASSERINI

Variante						
C		1	2		2	
B			2			1
A	1	5	2	1	3	7
Monate:	I/II	III/IV	V/VI	VII/VIII	IX/X	XI/XII

Die Variante A überwiegt zahlenmäßig, sie findet sich das ganze Jahr über. Die Variante C wurde nur von April bis Oktober angetroffen. Es scheint somit hier kein obligatorischer Wechsel zwischen Sommer- und Winterform vorzuliegen. Die Sommerform wird nur zusätzlich ausgebildet.

Systematische Folgerungen

Da die Borstengestalt und -größe kein zuverlässiges diagnostisches Merkmal abgibt, wird *G. herculanea* MORDVILKO (1935) hier nicht von *G. setulosa* PASSERINI 1860 (sensu ROBERTI, 1939) abgetrennt. Die von BOERNER (1952) als Kriterium angegebene Gestalt des prox. Rhin. („bei *G. herculanea*“ bleibend schmal spangenförmig, bei *G. setulosa* im ad. Stadium ovals bis kreisrundes Rhin. wie bei *G. utricularia*“) scheint nicht hinreichend für eine Artentrennung, da das eigene Material hinsichtlich dieses Merkmals eine gewisse Mittelstellung einnimmt: Das prox. Rhin. ad. Tiere ist deutlich breiter und kürzer als bei den Juv., aber im Vergleich zur ad. *G. utricularia* sens. MORDVILKO immer noch stark in die Länge gezogen. Da sowohl *G. herculanea*“ als auch *G. setulosa* (PASSERINI) sensu ROBERTI (1939) die gleiche, von den übrigen *Geoica*-Vertretern auffallend abweichende Subanalbeborstung zeigt, schließt sich die vorliegende Arbeit der von MORDVILKO (1935) bereits vollzogenen Synonymisierung (*G. herculanea* MORDVILKO = *G. setulosa* PASSERINI) an, wobei aber im Gegensatz zu MORDVILKO (1935) aus Prioritätsgründen der Name *G. setulosa* gewählt wird.

Biologie

Wirte (Exules). Die Tiere saugen an den feinen Würzelchen von *Agrostis tenuis*, *A. alba*, *Alopecurus pratensis*, *Holcus lanatus*, *Festuca ovina*. Eine Bindung an bestimmte Gramineenarten wurde nicht festgestellt.

Holozykl. Stammform: Nicht bekannt. ROBERTI (1939) züchtete in Süditalien Mitte März geflügelte Sexupare⁷.

Jahreszyklus der Exules. Überwinternde Tiere (Ad. und Juv.) wurden in Nestern von *Lasius flavus* gefunden. Anfang März konnte die erste Kolonie an freiwachsenden Wirten beobachtet werden. Von Ende April bis Mitte Oktober wurde neben der spitzborstigen Variante eine Spatelborsten tragende Sommerform angetroffen. Geflügelte Tiere wurden nicht ge-

⁷ Es soll in diesem Zusammenhang erwähnt werden, daß neuerdings Herr Dr. G. REMAUDIÈRE und Herr Dr. DAVATCHI im Iran auf *Pistacia khinjuk* eine *Geoica* gefunden haben, bei der die Emigrantennachkommenschaft (Embryonen) morphologisch der *G. setulosa* PASS. nahesteht. Herr Dr. G. REMAUDIÈRE, dem ich auch an dieser Stelle für die Übersendung von fundatrigenen *Geoica*-Material danken möchte, ist geneigt, die von ihm auf *Pistacia khinjuk* festgestellten holozykl. *Geoica*-Populationen der bisher nur in ihren anholozykl. Generationen bekannt gewordenen Art *G. setulosa* PASS. zuzuordnen.

nden; sie werden auch in der Literatur nicht für das von der anholozykl. Form besiedelte Gebiet gemeldet. Der Rücktransport in die Ameisennester erfolgte im Beobachtungsgebiet Ende Oktober ein.

Beziehungen zu Ameisen. Folgende Ameisen wurden beim Besuch der bei der Pflege von *G. setulosa* angetroffen: *Lasius flavus* (15×), *Tetralorium caespitum* (1×), *Myrmica ruginodis* (1×). Insgesamt wurden 90 % der Populationen zusammen mit Ameisen angetroffen. In Zuchtversuchen konnte keine unmittelbare Abhängigkeit von Ameisen festgestellt werden. *G. setulosa* ist eine ausgesprochene formicophile Art.

Parasiten und Räuber wurden nicht gefunden.

Besiedelte Biotope. *G. setulosa* ist weniger eurytop als *G. utricularia*. Die Art wurde in mäßig feuchten Fettwiesen, in Magerrasen und vereinzelt in Trockenrasen gesammelt.

Fundorte: Diese nicht häufige Art war für Mitteleuropa bisher nur aus Hamburg bekannt (BOERNER, 1952). Eigene Funde: Mittelfränkisches Becken, Fränkischer Jura, Oberrheingebiet (Kaiserstuhl), Bayrische Hochebene.

Trib. Fordini BOERNER

Diagnose für die virginogenen Formen: Ungeflügelte ohne Wachsdrüsenruppen, prim. Rhin. ohne Wimperkranz. Borsten der L_1 nicht in spin., pleur. und marg. Längsreihen angeordnet, sondern dicht über den ganzen Rücken verteilt. Larvale Ant. ohne Einschnürung. Tarsen 2-gl. Ohne Siphonen. Analöffnung meist nicht dorsal verschoben. In der Regel nur mit Spitzborsten. Sek. Rhinarien der Geflügelten rundlich. Gonapophysen 2höckerig, oft undeutlich.

Fundatrix und Fundatrigenien an *Pistacia* in Randfaltengallen der Fieberblätter. Die holozykl. Populationen im Mittel- und Schwarzmeergebiet verbreitet. Die mitteleuropäischen Formen anholozykl., vorwiegend an Graubineenwurzeln.

Bestimmungsschlüssel für die Exules der mitteleuropäischen Gattungen und Arten

- 1 (10) Ant. der L_1 5-gl., Körper der Ad. ohne Wachspuder. Ant.-Gl. III der Ad. etwa doppelt so lang wie Gl. II.
- 2 (3) Ant. der Ad. 6-gl. Große (2,40–3,20), schmutzig weiße oder bräunliche Tiere. Cuticula des ganzen Körpers mit polygonaler Felderung. Analborsten nicht länger als die übrigen Adb.-Borsten.
 . . . Gen. *Paracletus* v. HEYD.
P. cimiciformis v. HEYD.
- 3 (2) Ant. der Ad. 5-gl., Ad. grünlich oder gelblich. Höchstens Cuticula des Kopfes und P.-Thor. mit Netzstruktur. Analborsten meist länger als die übrigen Abd.-Borsten. . . . Gen. *Forda* v. HEYD.
- 4 (5) Ant.-Gl. V mit sehr großem ovalen prim. Rhin., das mehr als die Hälfte des Gl.-Umfangs umfaßt und in der Breite oft den Gl.-Durchmesser erreicht. Cuticula des Kopfes bei Ungeflügelten mit zahlreichen sehr kleinen Körnchen. Ad. Ungeflügelte in der Regel grünlich. . . . *Forda*, Subgen. *Forda* s. str. MORDV.
F. formicaria v. HEYD.

- 5 (4) Ant.-Gl. V mit rundlichem Rhin., dieses nicht oder kaum größer als das prim. Rhin. auf IV. Ungeflügelte meist ockerfarben.
 . . . *Forda*, Subgen. *Pentaphis* HORV.
- 6 (9) Tiere auf dem Kopf und P.-Thor. mit kleinen Dörnchen und Leisten, die oft den Eindruck einer 6eckigen Felderung hervorrufen. Körperfarbe meist bräunlich. H.-Tarsus II (Länge = 0,120–0,170) meist nur 3mal so lang als H.-Tarsus I.
- 7 (8) Rüssel der Ad. relativ kurz (0,58–1,00), Rüssel der L₁ (= 0,50–0,80) bis zum 5. oder 6. Abd.-Sternit reichend. Rhin. der Geflügelten auf Gl. III in ein bis zwei Reihen angeordnet, Gl. III mit ca. 10–20 sek. Rhin.
 . . . *F. (P.) marginata* KOCH.
- 8 (7) Rüssel der Ad. relativ lang (= 0,98–1,40), Rüssel der L₁ (= 0,80 bis 1,10) bis zum Abd.-Ende reichend. Rhin. der Geflügelten auf Gl. III in 2–3 Reihen, auf Ant.-Gl. III ca. 40 Rhin. Tiere monophag auf *Dactylis glomerata*.
 . . . *F. (P.) dactylidis* BOERNER.
- 9 (6) Cuticula des Scheitels und P.-Thor. glatt, ohne Chitinleisten und Dörnchen. Körperfarbe oliv- bis apfelgrün. Ant. auch bei den Ad. mit langen (= 0,01–0,05), dichtgestellten Borsten. H.-Tarsus II (= Länge: 0,195–0,220) etwa 4mal so lang wie H.-Tarsus I.
 . . . *F. (P.) skorkini* MORDV.
- 10 (1) Ant. der L₁ 4-gl. Die ersten 2 Ant.-Gl. auffallend groß. Gl. II etwa so lang oder länger als Gl. III. Körper mit Wachsputer. Körperbeborstung dicht und gleichmäßig.
 . . . Gen. *Smynthuroides* WESTW.
S. betae WESTW.

Gen. *Paracletus* v. HEYDEN 1837

Typ. auct.: *P. cimiciformis* v. HEYDEN 1837.

Diagnose für ungeflügelte Virginogenien: Prim. Rhin. ungewimpert, Ant. bei den L₁ 5-gl., bei den Ad. 6-gl. Körper mit netzartiger Cuticularstruktur. Analborsten nicht länger als die restliche Körperbeborstung.

Paracletus cimiciformis v. HEYDEN 1837

Syn.: *Pemphigus pallidus* DERBÈS 1869 (= gallenbildende holozykl. Form), *Paracletus portshinskyi* MORDVILKO 1921.

Untersuchtes Material: 2 Präparate der Sammlung BOERNER,
 12 eigene Funde.

Ad. ungeflügelter Exul

Schmutzig gelblichweiß, ältere Tiere bräunlich. Kopf, P.-Thor. und Analregion bräunlich. Saugende Tiere besitzen eine ovale, etwas gewölbte Gestalt. Tiere, die längere Zeit keine Nahrung aufgenommen haben, weisen einen flachen Rücken und einen scharf ausgeprägten seitlichen Randwulst auf. Die Cuticula des ganzen Körpers zeigt eine auffällige polygonale Felderung mit erhabenen Leisten. Auf dem Abd. jederseits 2 Reihen segm. angeordneter

Skulptelplättchen. Der ganze Körper dicht mit kurzen (0,03–0,05) Borsten besetzt. Ant. 6-gl., dicht beborstet. Die beiden Endgl. mit je einem unbewimperten prim. Rhin., das dist. Rhin. mit einer Reihe von Begleitrhin. Neben Triommatidien können Fazettenaugen auftreten. Rüssel lang und schlank, das 3. Coxenpaar deutlich überragend. Analregion: Tergit 8, Cauda, Anal- und Genitalplatte sind schwach sklerotisiert. Die Analborsten entstehen in ihrer Länge den Abd.-Borsten, sie sind indessen dichter gestellt. Gonapophysen sind 2 flache undeutliche Höckerchen mit je etwa 8 Borsten ausgebildet.

Körperl.	2,40–3,20	Ant.-Gl.	I	0,110–0,120	Sek. Rhin.
Körperbr.	1,60–2,15	„	II	0,115–0,120	fehlen
Rüssel	0,97–1,10	„	III	0,180–0,255	
Ant.	0,93–1,10	„	IV	0,165–0,206	
		„	V	0,152–0,195	
		„	VI	0,170–0,195	

Exul, Erstlarve

Entweder weißlich oder (Larven, die sich zu Geflügelten entwickeln?) grünlich. Körperl. ca. 1,35. Körperbr. ca. 0,4. Rüssel 0,75. Cuticula wie bei den Exuln ausgebildet. Ant. 5-gl. Rüssel das 3. Coxenpaar überragend.

Zur Variabilität der Art

In der Literatur (MORDVILKO 1921, TULLGREN 1925, THEOBALD 1929, ROBERTI 1939) werden 2 *Paracletus*-Arten angeführt: *P. portshinskyi* MORDVILKO 1921 (mit Fazettenaugen) und *P. cimiciformis* HEYDEN sensu MORDVILKO 1921 (nur Triommatidien). SCHUHMACHER (1923) hält die beiden „Arten“ für geographische Rassen. Im Beobachtungsgebiet wurden im November und Anfang März neben Tieren mit Fazettenaugen auch solche gefunden, die nur Triommatidien besaßen; während der übrigen Beobachtungsmonate (Mai, Juni, August, September, Oktober) wurden nur Tiere mit Fazettenaugen beobachtet. Von den 2 Präparaten der Sammlung BOERNER sitzen die am 2. 4. gesammelten Tiere nur Triommatidien, der Fund vom 15. dagegen weist Fazettenaugen auf. Es kann daher gefolgert werden, daß das Vorhandensein und Fehlen der Fazettenaugen eine Saisonercheinung darstellt. *P. portshinskyi* ist synonym mit *P. cimiciformis*.

Biologie

Wirt und Wirtsbindung (Exules). An den Wurzeln folgender Wirte wurde *Paracletus* beobachtet: *Agrostis tenuis*, *Brachypodium pinnatum*, *Stylosanthes glomerata*, *Festuca rubra*, *F. ovina*, *Koeleria gracilis*, *Lolium perenne*, *Nardus stricta*, *Sesleria coerulea*, *Poa pratensis*. Es liegt keine Bindung an bestimmte Gramineenarten vor.

Holozyklus und Parazyklus. Die holozykl., von DERBÈS als *Pemphigus pallidus* beschriebene Form besiedelt als Hauptwirt *Pistacia terebinthus*, wo sie an den Blättern Randfaltengallen hervorruft. Die im Areal der holozykl. Form gefundenen Exules unterscheiden sich morphologisch nicht von der im Mittelmeergebiet lebenden Stammform (vgl. MORDVILKO 1935). Geflügelte Tiere wurden in Mitteleuropa öfters angetroffen, konnten aber im Beobachtungsgebiet nicht gefunden werden. Sexupare Geflügelte sind aus dem von der parazyklischen Form besiedelten Gebiet nicht mehr bekannt geworden.

Jahreszyklus der Exules. Im Gegensatz zu allen anderen im Verlauf der Arbeit untersuchten Wurzelläusen verließen die *Paracletus*-Populationen im Beobachtungsgebiet — mit einer einzigen Ausnahme — das ganze Jahr über die Ameisenbauten nicht, oder sie wurden nur an Graswurzeln in der allernächsten Umgebung der Nester angetroffen. Es überwintern vorwiegend ad. Tiere. Die Zahl der in den einzelnen Nestern gefundenen Individuen wechselt stark, in einigen Fällen wurden weit über 100 Tiere beobachtet. Ende Juni treten in den Kolonien geflügelte Formen auf (nach SCHUHMACHER 1923, TULLGREN 1925).

Im Beobachtungsgebiet wurden vom Juli an neben den normalen weißlichen L_1 auch olivgrüne Larven angetroffen. Ihr weiteres Schicksal konnte nicht geklärt werden, da die Zuchtversuche mißlangen. Ebenso können noch keine Angaben darüber gemacht werden, in welchem Verhältnis zueinander die rundlichen, saugenden, gelbweißen Formen und die bräunlichen, mit scharf ausgeprägtem Seitenwulst versehenen, stets nur in den Gängen der Nester, aber nie saugend angetroffenen Formen stehen.

Von Juni bis November wurde ein Teil der Tiere in unmittelbarer Nachbarschaft der Nester an Graswurzeln saugend gefunden. Das ganze Jahr über findet man daneben zahlreiche, durch bräunliche Färbung, flache Gestalt und sehr deutlichen Seitenwulst gekennzeichnete Tiere im Innern der Nester. Diese Tiere vermögen im Gegensatz zu den saugenden nur wenig Honigtau abzugeben, sie werden dessungeachtet von den Wirtsameisen ausgiebig beleckt¹. Die von ADLERZ (1913) gemachte Beobachtung, daß die Ameisen bisweilen die Rüsselspitze von auf dem Rücken liegenden Läusen zwischen die Mandibeln nehmen, kann bestätigt werden. ADLERZ deutet dieses Verhalten als einen Fütterungsakt. Es gelang ihm, mit Ameisen zusammengehaltene Tiere ohne Wirtspflanzen von Mitte Juni bis Anfang September am Leben zu erhalten. Die von ADLERZ gegebene Deutung gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß in eigenen Versuchen gefunden wurde, daß *Paracletus* Flüssigkeiten direkt aufnehmen kann. In trockener Umgebung gehaltene Tiere wurden einer längeren Hungerperiode ausgesetzt. Nachdem das Erdrreich wieder kräftig angefeuchtet worden war, wuchs das Volumen der Tiere infolge Wasseraufnahme um das Doppelte an. Eine Möglichkeit zum Saugen an Wirtspflanzen oder zur Fütterung durch Ameisen bestand bei den Versuchstieren nicht.

Bindung an Ameisen. Über längere Zeit hin konnte *Paracletus* im Zuchtversuch nur mit Ameisen gehalten werden. Im Beobachtungsgebiet wurde die Art lediglich ein einziges Mal ohne Ameisenbetreuung gefunden. Bei der kleinen (ca. 10 Tiere), Mitte November an *Poa pratensis*-Wurzeln gefundenen Kolonie handelte es sich vermutlich um die Nachkommenschaft geflügelter Tiere. Übereinstimmend mit MORDVILKO (1935), SCHUHMACHER (1923), ADLERZ (1913), SCHMIDT (1952) und weiteren Autoren wird *Paracletus cimiciformis* als formicobionte Art aufgefaßt (Definition Teil IV 4. Abschn.). Sämtliche eigenen Funde stammen aus Nestern von *Tetramorium caespitum*. Da auch in der Literatur diese Art stets in erster Linie als

¹ Im Gegensatz zu TULLGREN (1925) konnte beobachtet werden, daß von den Ameisen häufig beleckte Tiere kleine Mengen von Honigtau ausschieden, der von den Caudalborsten festgehalten wurde. Die Ameisen nahmen diesen Honigtau aber erst nach längerem Zögern auf.

Ein „Melken“ (=Betrillern der Analpartie) wie es gegenüber formicophilen Wurzelläusen üblich ist, wurde nicht festgestellt.

Lebensweise angeführt wird, scheint eine besonders enge Bindung an Wirtspflanzen vorzuliegen.

Parasiten und Räuber wurden nicht gefunden.

Besiedelte Biotope. Die nicht häufige, aber in einzelnen *Tetrasorium*-Nestern massenhaft auftretende Art ist xerophil und thermophil. Sie wurde in steinigen Magerrasen, Steppenheidegesellschaften und vegetationsarmen Sanddünen gefunden.

Fundorte: *Paracletus* ist weitverbreitet. Eigene Funde aus dem mittelfränkischen Becken, dem Fränkischen Jura, dem Pfälzer Bergland und dem Oberrheingebiet (Kaiserstuhl).

Gen. Forda v. HEYDEN 1837

Typ. auct.: *F. formicaria* v. HEYDEN 1837.

Diagnose für die virginogenen Formen: Ant. bei Larven, ungeflügelten und geflügelten Ad. 5gl. Ant. Gl. III ist länger als die übrigen. Cuticula höchstens auf Kopf und Thor. mit Netzstruktur. Die Analborsten bilden ein Trophobioseorgan.

Subgen. Forda s. str. MORDVILKO 1935

Typ. auct.: *F. formicaria* v. HEYDEN 1837.

Syn.: *Rhizoterus* HARTIG 1841 (Typ. auct. = *Rh. vacca* HARTIG = *F. formicaria* v. HEYDEN). *Schoutedenia* MORDVILKO 1921 (Typ. auct. = *Geoica cyperi* SCHOUTEDEN 1902), non RÜBSAMEN. *Schoutedenom* (errore pro *Schoutedenum*) MORDVILKO 1929 (Typ. = *Schoutedenia*). *Neoschoutedenia* MORDVILKO 1929 (Typ. = *Schoutedenia*). *Fordona* MORDVILKO 1935 (Typ. auct. = *F. italica* MORDVILKO 1935). *Tychea* KOCH 1856 (Typ. WILSON 1910 = *T. graminis* KOCH 1856), non PASSERINI 1860.

Diagnose: Ant.-Gl. mit sehr großem ovalen prim. Rhin., das mehr als die Hälfte des Gl.-Umfanges umfaßt und in der Breite oft den Gl.-Durchmesser erreicht.

Forda formicaria v. HEYDEN 1837

Syn.: *Rhizoterus* HARTIG 1841. *Pemphigus semilunaria* PASSERINI 1856. *Forda viridiana* BUCKTON 1883. *Forda cyperi* (SCHOUTEDEN 1902), BOERNER 1952⁹. Die als besondere Unterarten oder Formen beschriebenen *F. formicaria* subsp. *viridis* MORDVILKO 1935, *Neoschoutedenia viridis* MORDVILKO 1921, *F. formicaria* forma *meridionalis* MORDVILKO 1935 (von BOERNER 1952) als eigene Art angeführt¹⁰, *F. formicaria* subsp. *intermixta* BOERNER 1952

3 Präparate der Sammlung BOERNER, die entweder als *Forda cyperi* bezeichnet sind oder von *Carex*-Wurzeln stammen und somit nach BOERNER 1952 zu *F. cyperi* zu stellen sind, stimmen morphologisch völlig mit der kurzborstigen Variante von *F. formicaria* überein.

Ein Präparat der Sammlung BOERNER, das als *F. formicaria meridionalis* bezeichnet ist (mit geflügelten und ungeflügelten Tieren) stimmt morphologisch mit *F. formicaria* überein; die von BOERNER (1952) angegebene Diagnose (= bei Ungeflügelten Gl. V kürzer als Gl. IV) trifft nur bei einem Teil der Tiere des Präparates zu.

und subsp. *subnuda* BOERNER 1952 werden hier als Synonym der Nominatform aufgefaßt.

Untersuchtes Material: 23 Präparate der Sammlung BOERNER,
113 eigene Funde.

Ad. ungeflügelter Exul

Dunkelgrün bis bleich weißlichgrün, oft mit bläulichem Farbeinschlag. Manche Tiere olivgrün bis bräunlich. Cauda oft schwach weißlich bepudert. Gestalt oval bis breitspindelförmig, hochgewölbt. Cuticularstrukturen: Der Kopf, vor allem auf dem Scheitel, mit zahlreichen sehr kleinen, teils unregelmäßig verstreuten, teils reihig angeordneten Körnchen. Beborstung stark schwankend. Langborstige Variante: Borsten auf dem ganzen Körper gerade, spitz endend und lang (0,05–0,10). Kurzborstige Variante: Borsten gebogen, stumpf oder spatelförmig endend, kurz (0,012–0,020). Dazwischen zahlreiche Übergangsformen. Gelegentlich treten längere Borsten mit spatelförmigem Ende auf. Ant. 5gl. Auf Glied IV ein rundes prim. Rhin. (Durchmesser etwa = Gl.-Radius); Gl. V mit sehr großem ovalen Rhin. (über die Hälfte des Gl.-Umfanges umgreifend und in der Breite oft den Gl.-Durchmesser erreichend); Gl. III ist in der Regel länger als IV und V zusammen. Nur Triommatidien vorhanden. Rüssel kräftig, dicht beborstet, das Hintercoxenpaar überragend. Analregion: Cauda und Analplatte sklerotisiert, ebenso, wenn auch manchmal schwächer, die Genitalplatte und Tergit 7 und 8. Die Cauda und das Analsegment, in schwächerem Grad auch Genitalplatte und Tergit 8 mit dichtgestellten langen Borsten, die als Trophobioseorgan dem allgemeinen Längen- und Gestaltswechsel des übrigen Borstenkleides nicht unterworfen sind.

Körperl.	1,90–3,30	Ant. Gl.	I 0,073–0,120	Sek. Rhin.
Rüssel	0,62–1,40	„	II 0,080–0,157	fehlen
Ant.	0,65–1,17	„	III 0,240–0,520	
		„	IV 0,110–0,230	
		„	V 0,120–0,230	

Exul, Erstlarve

Grünlich, Gestalt langgestreckt. Cuticula, Beborstung, Ant. und Rhin. wie bei den Ad. Der Rüssel überragt das hintere Coxenpaar, er reicht bis zum 3. oder 4. Abd. Segm.

Ad. geflügelter Exul (sexupar)

Kopf, P.-Thor. und Extremitäten schwarzbraun bis gelblich braun. Abd. grünlich. Jedes Abd.-Tergit mit einem schmalen sklerotisierten braunen Querstreif. Auf Tergit 1 und 2 sind diese Streifen nur in der Mitte ausgebildet, weiter gegen die Cauda hin nehmen sie die ganze Abd.-Breite ein. In der Mitte des Ms.-Thor. befindet sich ein ovales, nicht sklerotisiertes Feld.

Die Tergitsstreifen mit quer ausgezogener Felderung. Drüsenporen fehlen. Flügelgäader wie bei *F. marginata* KOCH. Beborstung: Ventralseite des Abd., Analregion, Beine und Ant. dicht mit Borsten besetzt, sonst nur spärlich verteilte kleine Börstchen. Ant. 5gl., mit Borsten (0,030–0,040) besetzt. Sek. Rhin. auf III klein und rundlich, im basalen Teil zu zweit oder dritt in einer Querreihe. Sek. Rhin. auf IV oval (Länge teilweise gleich dem Gl.-Durchmesser). Die großen und ovalen prim. Rhin. umgreifen über die Hälfte des

Tabelle 8

Varianten der Art *Forda formicaria* V. Heyd
(Längenmaße in $\frac{1}{1000}$ mm)

Typ	Form	Kopfborsten- Ende	Länge	Form	Abd.-Borsten- Ende	Länge	Benennung	Autor
1	gerade	spitz	50—100	gerade	spitz	50—100	<i>F. formic. viridis</i> <i>F. formic. formicaria</i>	MORDVILKO 1935, BOERNER 1952
2	"	"	35—60	"	"	35—60	—	—
3	"	"	35—45	"	"	15—70	<i>F. formic. intermixta</i>	BOERNER 1952
4	"	teilw. spatelf.	35—45	"	teilw. spatelf.	12—35	<i>F. formic. intermixta</i>	BOERNER 1952
5	"	spitz	60—75	"	"	12—25	<i>F. formic. subnuda</i> <i>F. form.? meridionalis</i>	BOERNER 1952 MORDVILKO 1935
6	gekrümmt	teilw. spatelf.	30—35	gekrümmt	spitz	25—35	<i>F. viridiana</i>	BUCKTON 1882
7	"	"	25—35	"	teilw. spatelf.	20—25	<i>F. formic. subnuda</i>	BOERNER 1952
8	"	"	12—15	"	"	12—15	<i>F. formic. subnuda</i>	BOERNER 1952

Gl.-Umfanges. Gonapophysen: 2 kaum sklerotisierte Höckerchen mit je 3-kräftigen, etwas gekrümmten Borsten.

Körperl.	2,80	Ant.-Gl.	I 0,080	Rhin. auf
Körperbr.	1,35	"	II 0,090	
V.-Fl.	3,55	"	III 0,520	III 41-42
Rüssel	0,98	"	IV 0,180	IV 1-2 +
H.-Tibia	1,12	"	V 0,180	V 0 +
Ant.	1,05			

Amphigones Weibchen (Embryo)

Körper langgestreckt, klein (ca. 0,8—0,85), fast ohne Borsten. Ant. 4gl., kurz (0,12). Das prox. Rhin. rund, sehr klein, das dist. oval, ebenfalls klein. Rüssel fehlt. Beine sehr kurz. Die Tibia höchstens doppelt so lang wie die kräftig entwickelten Tarsen. Krallborste gekrümmt, lang, die Klaue überragend.

Zur morphologischen Variabilität der Art

Die Varianten. Um die von BOERNER (1952) gestellte Frage, ob die Unterarten von *Forda formicaria* in sich konstant seien, zu klären, wurden rund 500 Tiere aus 113 Populationen untersucht. Das Material ist im süd-

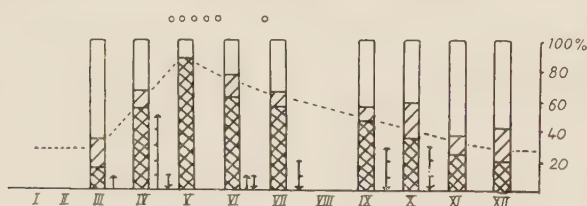


Abb. 18. Variantenumwandlungen bei *Forda formicaria* V. HEYD. Balken: Prozentuales Häufigkeitsverhältnis der drei Hauptvarianten während der Beobachtungsmonate. Typ 1.2 = weiß, Typ 3.4 = einfach schraffiert, Typ 7.8 = doppelt schraffiert. Pfeile: Fälle eine unmittelbar beobachteten Variantenumwandlung innerhalb einer Population. Pfeil nach oben = Umwandlung zu Typ 7.8, Pfeil nach unten = Umwandlung zu 1.2. Teilstriche = Anzahl der Populationen, in denen eine Umwandlung beobachtet wurde. Kreise: Erscheinen virginoparer und sexuparer Geflügelter

figkeitsverhältnis der langborstigen, kurzborstigen und gemischt lang-kurzborstigen Formen legt den Gedanken an eine jahreszeitliche Veränderlichkeit von Borstenlänge und Form nahe. Unmittelbar nachweisen ließen sich diese Umwandlungen bei 17 Populationen. Da bereits die reifen Embryonen das für die jeweilige Variante kennzeichnende Borstenkleid tragen, können diese Umwandlungen auch ohne Zuchtversuch festgestellt werden. In einem Fall besaß eine kurzborstige Virgo sowohl kurzborstige als auch langborstige Embryonen.

Einfluß von Biotop und Fundort. Fig. 18 wurde unter Verwertung sämtlicher Funde ausgearbeitet. Greift man die Populationen bestimmte Biotope und Fundorte heraus und vergleicht sie miteinander, dann ergeben sich gewisse Abweichungen:

Der mäßig feucht-warme Wiesenbiotop nimmt eine vermittelnde Stellung

deutschen Raum in verschiedenen Biotopen und zu verschiedenen Jahreszeiten gesammelt worden.

Die Tab. 8 bringt die gefundenen Haupttypen mit den ihnen von den einzelnen Autoren gegebenen Benennungen. Zwischen den einzelnen Typen finden sich mannigfache Übergänge.

Variantenumwandlungen. Schon das in Fig. 18 dargestellte wechselnde Häufigkeitsverhältnis

Tabelle 9

Einfluß des Biotops auf die Variantenbildung bei *F. formicaria*

Biotop	Fundort	Material	Typ 1,2 (langborst.)	Typ 3,4 (gemischt)	Typ 7,8 (kurzborstig)
trockenrasen, Heidenheide, Felsheide	fr. Jura, Kaiserstuhl	16 Funde Monate: III, IV, VI, VII, IX, X.	25 %	—	75 %
Waldwiesen Unkraut- gesellschaftl. auf mäßig feuchten, armen Böden	mittelfr. Becken, bayr. Hoch- ebene, usw.	59 Funde Monate: II, III, IV, VI, VII, IX, X, XI, XII.	40 %	19 %	41 %
Waldwiesen, Magergrasrasen auf wechselnfeuchten Böden	mittelfr. Becken, bayr. Hoch- ebene	12 Funde Monate: III, IV, VI, X, XI.	72 %	11 %	17 %

Die Sammelmonate der 3 Gruppen stimmen nicht genau überein. Möglicherweise sind die Unterschiede in der Variantenzusammensetzung des trockenwarmen und des kühlfeuchten Biotopes in der Tabelle etwas zu groß.)

ein und dürfte etwa die in Abb. 18 dargestellten Verhältnisse aufweisen. Demgegenüber zeigen die trocken-heißen Biotope ein starkes Überwiegen der kurzborstigen Formen, während in kühl-feuchten Biotopen die langborstige Variante stärker vertreten ist.

Ob die in Tab. 9 dargestellten Abweichungen im Häufigkeitsverhältnis der 3 wichtigsten Typen durch die längere Dauer einer Variante auf Kosten der anderen zustandekommen, oder dadurch, daß ein Teil der Varianten nicht umwandelt, kann noch nicht entschieden werden.

Variabilität der Längenmaße: Die Körper-, Rüssel- und Antennenlänge liegt bei den langborstigen Tieren durchschnittlich höher als bei den kurzborstigen: Bei 39 ad. langborstigen Tieren betrugen die Mittelwerte der Körperl. = 2,70, der Antl. = 0,98, der Rüssell. = 1,20, während bei 48 ad. kurzborstigen Tieren die betreffenden Mittelwerte 2,45, 0,84, 1,12 betrugen. Beide Gruppen fallen indessen noch in den selben morphologischen Schwankungsbereich.

Der Polymorphismus bei *Forda formicaria* (Zusammenfassung)

von BOERNER (1952) als Unterarten beschriebenen Formen (*F. f. formicaria*, *intermixta* und *subnuda*) stellen wechselseitig umwandelbare Varianten dar.

Vom März bis zum Mai wächst der Anteil der kurzborstigen Form rasch von etwa 15 % auf ca. 90 %, um dann allmählich wieder abzusinken. Dabei überwiegen in warmen, trockenen Biotopen die kurzborstigen, in kühlen, feuchten Biotopen die langborstigen Populationen.

Der höchste Anteil an kurzborstigen Tieren fällt zeitlich mit dem Auftreten der gyno- und sexuparer Geflügelten zusammen (Mitte Mai bis Anfang Juni). Die Längenmaße sind bei kurzborstigen Tieren durchschnittlich etwas geringer als bei langborstigen. Es läßt sich somit ein periodischer, jahreszeitlicher Gefügestypus und durch die besiedelten Biotope bis zu einem gewissen Grad beein-

flußer Polymorphismus¹¹ feststellen, dem der Großteil der Populationen unterworfen ist. Dieselben Faktoren, die die Bildung der kurzborstigen Form begünstigen, wirken offenbar auch beim Entstehen der geflügelten Tiere mit.

Biologie

Wirte und Wirtsbindung (Exules). *Forda formicaria* wurde im Beobachtungsgebiet an den Ausläufern, dem Halmgrund, Wurzelhals und — seltener — unmittelbar an den Wurzeln folgender Wirte gefunden: Gramineen: *Agropyrum repens* (8×); *Agrostis tenuis* (3×); *Apera spica-ventris* (1×); *Arrhenatherum elatius* (5×); *Briza media* (1×); *Bromus erectus* (1×); *B. ramosus* (1×); *Calamagrostis canescens* (1×); *Corynephorus canescens* (2×); *Dactylis glomerata* (7×); *Deschampsia caespitosa* (1×); *Elymus europaeus* (1×); *Festuca ovina* (4×); *F. rubra* (2×); *F. glauca* (1×); *Holcus lanatus* (1×); *Koeleria pyramidata* (1×); *Lolium perenne* (1×); *Milium effusum* (1×); *Molinia coerulea* (1×); *Nardus stricta* (3×); *Poa nemoralis* (1×); *P. pratensis* (6×); *Pbleum pratense* (1×); *Sieglingia decumbens* (1×); *Trisetum flavescens* (1×); *Triticum vulgare* (1×). Cyperaceen: *Carex ferruginea* (1×); *Carex spec* (3×). Juncaceen: *Luzula silvatica* (1×).

Innerhalb der Familie der Gramineen ließen sich die Tiere mühelos auf andere Wirte übertragen.

Morphologisch gehören die auf *Carex* und *Luzula* gefundenen Tiere eindeutig zu *F. formicaria*. Eine wirtsbedingte morphologische Spezialisierung wurde nicht gefunden. Die Frage, ob die an Cyperaceen und Juncaceen gesammelten Populationen wirtsmäßig gebunden sind, kann noch nicht beantwortet werden. Ein Übertragungsversuch von hochalpinen Tieren von *Carex ferruginea* auf *Agropyrum repens* gelang nicht.

Holozyklus und Parazyklus. Die holozykl. Stammform, bekannt als *Forda semilunaria* PASSERINI, bildet in Südeuropa auf *Pistacia terebinthus* blasenförmige Blattgallen (MORDVILKO 1928b, 1935). Die sich von dieser Form ableitenden mitteleuropäischen anholozykl. Populationen gleichen der Stammform morphologisch vollständig. Dies zeigte der Vergleich des eigenen Exulesmaterials mit MORDVILKOS (1935) Beschreibungen und Abb. 3 Präparate mit gezüchteten Virginogenien von *Forda semilunaria* (Sammlung BOERNER) zeigten eine völlige Übereinstimmung zwischen der Emigranten-nachkommenschaft und den anholozykl. Exulespopulationen des Beobachtungsgebietes (kurzborstige Form).

Einige Umstände sprechen dafür, daß sich bei *F. formicaria* die Stammform und die anholozykl. Populationen weniger weit voneinander getrennt haben als bei den übrigen *Forda*-Arten mit mitteleuropäischen parazykl. Vertretern. Zunächst besitzt *F. formicaria* den größten Nebenwirtskreis, sie scheint sich also während des Parazyklus ± nicht wirtsmäßig spezialisiert zu haben (vgl. *F. marginata*, *dactylidis* usw.). Sodann bilden die mitteleuropäischen Populationen zahlreicher geflügelte Tiere aus als die übrigen anholozykl. Fordinen. Im Beobachtungsgebiet entwickelten sich in ca. 45 % der Populationen noch geflügelte Tiere. Das bedeutet, daß der allgemein mit langwährender Anholozyklie verbundene Rückgang in der Geflügeltenpro-

¹¹ Das untersuchte Material der Sammlung BOERNER zeigt entsprechende Verhältnisse. Von insgesamt 20 Präparaten enthalten die Winterfänge (Februar) 5 langborstige und 2 kurzborstige, die Sommerfänge (Mai bis Juli) 2 langborstige und 11 kurzborstige Populationen.

ktion bei *Forda formicaria* noch nicht so weit fortgeschritten ist, wie bei den anderen Fordinen. Damit steht auch die Tatsache im Einklang, daß — im Gegensatz zu den restlichen anholozykl. *Forda*-Populationen — *F. formicaria* die Fähigkeit zur Ausbildung von Sexuparen und Sexuales noch nicht vollständig verloren hat. Im Erlanger Gebiet liegt für Mitte Mai ein Fund einer Sexuparafliege mit 3 weiblichen Embryonen vor. Weitere Nachweise von Sexuparen bei anholozykl. Populationen aus dem Warschauer Gebiet (ORDVILKO 1928 b, 1935)¹².

In diesem Zusammenhang spielt die Frage, ob es sich um tertiäre Reliktpopulationen (ORDVILKO 1929, 1928, 1927, 1935) oder um später aus dem mediterranen Gebiet zugezogene Tiere handelt, eine untergeordnete Rolle, da hier das Verhalten der parazykl. Formen lediglich allgemein verglichen wird. Es darf angenommen werden, daß die Aussichten auf einen Zuzug holozykl. Populationen durch Luftströmungen usw. in das Areal der anholozykl. Formen für alle Fordinen etwa gleich groß sind. Eine Nachbesiedelung dieses Areals durch holozykl. Populationen — deren Möglichkeit nicht bestritten werden soll — dürfte in der jüngeren Vergangenheit höchstens in unbedeutendem Umfang erfolgt sein, da dies ebenfalls gelegentlich auch bei weiteren mitteleuropäischen Fordinen Sexupare auftreten können.

Jahreszyklus der Exules. Im Beobachtungsgebiet überwinterten die Exules (ad. und juv.) ausschließlich in Ameisenbauten (*Lasius flavus*, *alienus*, *niger*, *Myrmica sulcinodis*). Man findet die Art in den Gängen oder, dicht gedrängt, an der Decke eigener Aphidenkammern, seltener an dünnen Graswurzeln. Anfang April wanderten die Tiere, vorwiegend die beweglicheren Junglarven, aus den Ameisennestern aus und gründeten in deren Nähe Kolonien, die im Lauf des Sommers eine Individuenzahl von 50 und mehr Virgines erreichen können. Der prozentuale Anteil der kurzborstigen kleineren Variante („Sommerform“) steigt vom März (= 15 %) an stetig. Er erreicht im Mai mit 90 % seinen Höhepunkt. Gleichzeitig erscheinen geflügelte Tiere (vom 11. 5. bis 5. 7., in hochalpiner Lage noch am 12. 7.). Die Dauer einer Generation beträgt im Sommer 12–15 Tage. Vom Juni an sinkt der Prozentsatz an Sommerformen langsam ab. (Im Dezember noch ca. 20 %). Vom November an setzt der Rücktransport in die als Winterquartier dienenden Ameisennester ein. Eine vereinzelte, frei im Erdboden lebende Population wurde noch am 5. 12. gefunden.

Bei einer Gesamtzahl von 113 Funden betrug der prozentuale Anteil in Ameisennestern beobachteten *Forda formicaria*-Populationen im Jan./Febr. = 100 %, im März/April = 76 %, im Mai/Juni = 20 %, im Juli/Aug. = 9 %, im Sept./Okt. = 19 % und im Nov./Dez. = 91 %.

Beziehungen zu Ameisen. Folgende Ameisenarten wurden beim Besuch oder bei der Pflege von *F. formicaria* beobachtet:

Lasius flavus (40 ×), *L. niger* (28 ×), *L. alienus* (8 ×), *L. mixtus* (4 ×), *Myrmica ruginodis* 1 ×; *Formica fusca* (1 ×); *F. sanguinea* (1 ×); *F. rufa* (1 ×). Bei einer Kolonie wurde auch Besuch durch den Ameisengast *Platyarrhenus hoffmannseggii* festgestellt.

Insgesamt wurden 80 % aller Populationen zusammen mit Ameisen gefunden. Die Überwinterung erfolgt nur in Ameisennestern. Im alpinen Bereich (2200–2300 m), wo die die Wurzellaus normalerweise betreuenden

ORDVILKO (1935) nimmt an, daß im Warschauer Gebiet sich der Hauptwirt länger gehalten hat. Nachdem nun aber auch aus dem Erlanger Gebiet Sexupare bekannt sind, erscheint die oben angeführte Deutung wahrscheinlicher. Daß diese anholozykl. Sexuparen bisher weitgehend nicht gefunden wurden, dürfte in dem eng begrenzten Zeitraum ihres Auftretens begründet sein.

Lasius-Arten nicht mehr vorkommen, wurde *F. formicaria* von *Formica rufa* und *fusca* besucht und betreut.

Eine unmittelbare Abhängigkeit von Ameisen konnte in zahlreichen Zuchtversuchen im Labor nicht gefunden werden.

F. formicaria wird als ausgeprägt formicophile Art aufgefaßt.

Räuber und Parasiten: Bei einer Kolonie wurde eine *Chrysopa*-Larve gefunden. 2 Populationen waren durch Aphidiiden (*Aphidius* spec.) parasitiert.

Besiedelte Biotope. In den Zentralalpen wurde die Art als einzige *Forda*-Art noch im Bereich der alpinen Zwergstrauchheide (2200–2300 m) angetroffen.

Sehr häufig ist die Art in Fettwiesen, Magerrasen und Unkrautgesellschaften. Häufig ist sie in Riedwiesen, Trockenrasen und Getreidefeldern. Gelegentlich wurde sie in lichten Laubwäldern angetroffen. Daneben werden zahlreiche Sonderbiotope besiedelt: Die Silbergrasflur (trocken-heißer Biotop auf vegetationsarmen Sanddünen), Steppenrasen auf Rendzina, Kiefernsteppenwald auf Dolomit, südexponierte Felsheiden, alpine Steinrasen usw.

F. formicaria zeigt damit nicht nur den größten Spielraum hinsichtlich der Wirtswahl, sondern sie besitzt auch in bezug auf die Höhenlage, Bodenbeschaffenheit, Temperatur und Feuchtigkeit des besiedelten Biotops von allen untersuchten *Fordinen* die größte ökologische Valenz.

Fundorte: Mittelfränkisches Becken, Fränkischer Jura, Maingebiet, Pfälzer Bergland, Oberrheingebiet, Ostschweiz, Schwäbisch-Bayrische Hochebene, Ostalpen.

Subgen. *Pentaphis* HORVATH 1896

Typ. auct.: *Forda marginata* KOCH 1856.

Syn.: *Pentaphis* DEL GUERCIO 1909 (Typ. auct. *Tychea trivialis* PASSERINI 1860).

Diagnose: Ant. Gl. V mit rundlichen Rhin., dieses nicht oder kaum größer als das prim. Rhin. auf IV.

Forda (*Pentaphis*) *marginata* KOCH 1856

Syn.: non *F. marginata* MORDVILKO 1921 (= *F. sensoriata* BOERNER 1950)¹³. *Tychea trivialis* PASSERINI 1860. *Pemphigus follicularius* PASSERINI 1861. non *F. follicularia* sens. MORDVILKO 1935 (= *F. mordvilkoï* BOERNER 1950). *Pentaphis pawlowae* MORDVILKO 1901. *Forda hexagona* THEOBALD 1915¹⁴. *F. proximalis* MORDVILKO 1921, *F. pskovensis* MORDVILKO 1921¹⁵.

¹³ BOERNER (1950) führte für *F. marginata* MORDVILKO 1921, die sich durch anders gestaltete und viel zahlreichere Nebenrhin. der Geflügelten von *F. marginata* KOCH 1856 unterscheidet, den neuen Namen *F. sensoriata* ein. Diese Art ist aus Mitteleuropa noch nicht bekannt geworden, 4 als *F. sensoriata* bezeichnete Präparate der Sammlung BOERNER (Herkunft: Leipzig) entsprechen völlig der Winterform von *F. marginata* KOCH!

¹⁴ THEOBALD (1915) kennzeichnet seine *F. hexagona* durch die Cuticularstruktur auf Scheitel und Pronotum: „the integument prominently marked with hexagonal sculpturing.“ Er gibt aber weiterhin an „I have only seen one specimen ...“ Die Cuticularstrukturen auf Kopf und P.-Thor. sind bei *F. marginata* sehr variabel, im eigenen Material fanden sich einige Tiere mit teilweise geschlossener 6eckiger Felderung, diese werden durch eine

Anmerkung. Herrn Dr. G. REMAUDIÈRE verdanke ich den Hinweis, daß *F. follicularia* sensu MORDVILKO 1935 (= *F. mordvilko* BOERNER 1950), die an *Pistacia terebinthus* nicht mit der *Pistacia mutica* besiedelnden Art *F. follicularia* PASSERINI identisch ist. Die von MORDVILKO (1935) untersuchte Art, die nach Ansicht von Herrn Dr. REMAUDIÈRE möglicherweise mit *Forda hirsuta* MORDVILKO synonym ist, unterscheidet sich von der PASSERINISCHEN Art durch die cutikulare Struktur der von den Emigranten abgesetzten Junglarven (REMAUDIÈRE, brieflich).

Untersuchtes Material: 22 Präparate der Sammlung BOERNER, 65 eigene Funde.

Ad. ungeflügelter Exul

Grünlichgelb, gelegentlich stärker grünlichgelb oder hellgelb. Tiere, die geerntet wurden, an den Halmen statt an den Wurzeln des Wirtes zu saugen, veränderten ihre Farbe von einem hellen Gelbgrün und Gelbbraun in ein kräftiges Grün, ein Zeichen dafür, daß die Körperfarbe von der aufgenommenen Nahrung bzw. von dem bebohrten Teil des Wirtes abhängt. Bei erwachsenen Tieren schimmern die Embryonen grünlich durch das Abd. Die Cauda und die Stigmengelenke sind schwach weiß gepudert. Gestalt oval bis breit spindelförmig. Cuticularstruktur: Der Kopf und — in schwächerem Grad — auch der P.-Thor. tragen kleine unregelmäßig gestaltete Dörnchen und Leisten, die oft so angeordnet sind, daß sie den Eindruck einer polygonalen, meist 6eckigen Felderung hervorrufen (Abb. 19b). In Ausnahmefällen erfolgt ein Verhmelzen der Leisten zu einem geschlossenen Netzwerk (= *F. „hexagona“*). Körper mit sehr kurzen, spärlichen Borsten. Ant. 5-gl. Die beiden End-Gl. mit rundlichen prim. Rhin. Das 3. Rhin. mit einigen in einer geschlossenen Gruppe liegenden Begleitrhin. Die Länge der Ant.-Borsten schwankend (0,004—0,020). Normalerweise besitzen die Tiere nur das Triommatidium. Manchmal kommen bei den „Sommerformen“ daneben noch kleinere oder größere Fazettenaugen vor (Abb. 19a). Cauda, Anal- und Genitalplatte sind schwach sklerotisiert und tragen dichtgestellte, oft stumpf oder knöpfchendende Borsten (Länge auf der Cauda 0,040 bis 0,056; = Trophobioseorgan). Auf dem 7. und 8. (andeutungsweise auch auf 6) befinden sich schwach sklerotisierte Querstreifen.

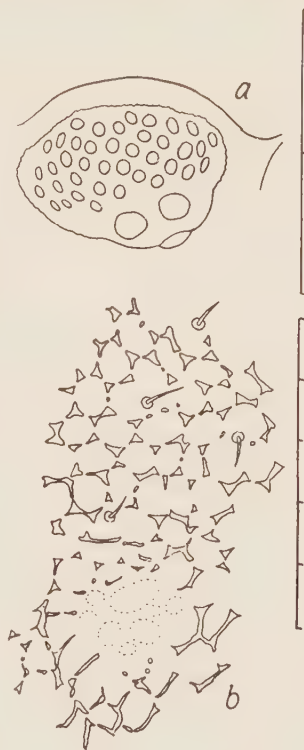


Abb. 19. *Forda marginata* Koch. ad. Exul. a Fazettenauge und Triommatidium bei einer Sommerform; b Cutikularstrukturen auf dem Scheitel. Maßstäbe: Teilstriche bei a = 0,1 mm, bei b = 0,01 mm

große Zahl von Zwischenformen mit der normal ausgebildeten *F. marginata* verbunden (etwa innerhalb derselben Population). Damit erscheint *F. „hexagona“* nur als ein Endglied im weiten Variationsbereich von *F. marginata* KOCH, mit der sie hier synonym gesetzt wird. Die 4 mit *F. hexagona* bezeichneten Präparate der Sammlung BOERNER ordnen sich ebenfalls in den Schwankungsbereich von *F. marginata* KOCH ein.

Es konnte je ein mit *F. proximalis* und *F. pskovensis* bezeichnetes Präparat der Sammlung BOERNER untersucht werden. Die Tiere stimmen mit *F. marginata* überein.

Körperl.	1,60 —2,95	Ant.-Gl.	I	0,060—0,091	Sek. Rhin.
Rüssel	0,58 —1,00	"	II	0,060—0,109	fehlen
Ant.	0,42 —0,68	"	III	0,134—0,249	
H.-Tibia	0,40 —0,64	"	IV	0,060—0,116	
H.-Tarsus I	0,044—0,055	"	V	0,097—0,174	
H.-Tarsus II	0,120—0,170				

Indices:

Ant.-Gl.	III/IV = 1,6 —2,7
"	II/IV = 0,7 —1,2
"	III/IV + V = 0,65—1,05

Exul, Erstlarve

Ockerfarben, Abd.-Mitte grünlich. Der Scheitel mit einer bräunlichen Platten-Gestalt langgestreckt. Cuticularstruktur wie bei den Ad. Der ganze Körper mit locker angeordneten, sehr kleinen Borsten (0,005—0,020) besetzt. Ant. 5-gl. Das prox. Rhin. ist klein und rundlich, das querausgezogene dist. Rhin. umspannt $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ des Gl.-Umfanges. Die Länge der Ant.-Borsten ist jahreszeitlich verschieden. (Sommerform: 0,007—0,032, Winterform: 0,025 bis 0,055). Durchmesser der Ant.-Gl. 0,035—0,040. Rüssel (0,50—0,80) bis zum 5. oder 6. Abd.-Tergit reichend.

Ad. geflügelter Exul (virginopar)

Kopf, P.-Thor. und Extremitäten schwarzbraun, das Abd. olivgrün. Die Abd.-Tergite je mit einem braunen, sklerotisierten Querstreif, der auf Tergit



Abb. 20. *Forda marginata* KOCH, geflügelter virginoparer Exul. a = Habitus; b = Ant. Maßstab: Teistriche = 0,1 mm

4—8 als geschlossenes breites Band entwickelt ist, sich auf den weiter vorn gelegenen Tergiten aber in unregelmäßige Skleritplättchen auflöst. In der Mitte des P.-Thor. befindet sich ein längsgerichtetes, unsklerotisiertes Feld von etwa ovalem Umriss. Flügelgeäder s. Abb. 20a. Die sklerotisierten abd. Tergitstreifen zeigen eine stark in die Quere gezogene Felderung. Körper spärlich mit kurzen Borsten besetzt. Ant. 5-gl. (Abb. 20b). Beborstung kurz (ca. 0,004). Die sek. Rhin. auf Gl. III schmal und in die Länge gezogen (Länge etwa = Gl.-Durchmesser), oder rundlich oval und dann in 2 Reihen angeordnet. Die beiden prim. Rhin. groß (Durchmesser 0,030—0,040), unregelmäßig rundlich, mit schwachen Einbuchtungen. Gonapophysen: 2 undeutlich ausgebildete, nicht sklerotisierte Höcker mit je 3—4 gekrümmten Borsten.

Thorperl.	2,14—2,60	Ant.-Gl.	I	0,048—0,060	Rhin. auf
-Fl.	2,30—2,80	"	II	0,067—0,073	
Wassel	0,60—0,72	"	III	0,290—0,327	III 12—18
-Tibia	0,72—0,84	"	IV	0,104—0,118	IV 1— 2 + 1
Ant.	0,63—0,72	"	V	0,127—0,134	V 0 (1) + 1

Die morphologische Variabilität der Art

vorbemerkung. Von 81 gesammelten, der Untergattung *Pentaphis* gehörenden *Forda*-Populationen ließen sich 65 von den Arten *F. dactylidis* und *F. skorkini* abtrennen. Da der Versuch, dieses Material nach den Bestimmungsschlüsseln und Beschreibungen von MORDVILKO (1921, 1935), BOBERTI (1939), BOERNER (1948) usw. auf die, den Wirtspflanzenangaben BOERNER (1952) gemäßen Arten zu verteilen, zu keinem befriedigenden Ergebnis führte, wurde die ganze Gruppe als statistisches Kollektiv aufgestellt und durchgemessen.

Für die Meßwerte und Indices, die zur Bestimmung der hier in Frage kommenden *Forda*-Arten bedeutungsvoll waren, wurde die Häufigkeitsverteilung untersucht. Es sollte geprüft werden, ob die diagnostisch wichtigen Maße und Maßverhältnisse stetige Verteilungskurven zeigen, oder ob Lücken vorgehen, die eine Aufspaltung der Gruppe in einzelne Arten rechtfertigen würden.

Für eine Reihe von Merkmalen werden im folgenden die Verteilungstabellen gegeben. Um diese übersichtlicher zu gestalten, sind die Klassengrößen jeweils in Mikrometereinheiten angegeben. Durch Multiplikationen mit dem jeweiligen Umrechnungsfaktor kommt man zu den mm-Werten. Die Häufigkeitsziffer bezieht sich auf die Zahl der vermessenen Individuen (2—3 Tiere pro Population), die in die betreffende Größenklasse eingeordnet werden konnten.

Merkmal 1. Länge der Ant.-Endgl.-Borsten bei Erstlarven. (Die larvale Ant.-Borstlänge wurde von BOERNER (1952) dazu benutzt, um die *Pentaphis*-Gruppe B (*F. „hexanema“*, *dactylidis*, *sensoriata*) von der Gruppe C (*F. marginata*, „proximalis“, „pskoven“) zu trennen.

	Verteilungstabelle					(Umrechnungsfaktor Klassenintervall					= 0,00243 = 0,0048 mm.)
Häufigkeit:	1	23	42	38	35	33	35	24	12	7	3
Klassenmitte:	2,5	4,5	6,5	8,5	10,5	12,5	14,5	16,5	18,5	20,5	22,5
mm-Wert:	0,006		0,016		0,035		0,055				

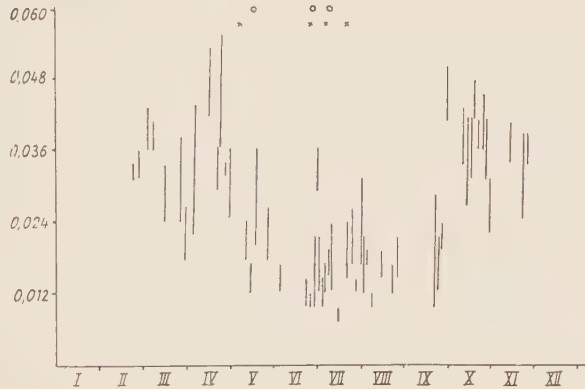


Abb 21. *Forda marginata* KOCH, jahreszeitliche Veränderung der Ant.-Borstlänge bei Erstlarven. Ordinate: Borstenlänge in Mikrometereinheiten. Ein Strich gibt jeweils den Schwankungsbereich einer Population an. Abszisse: Monate, in denen die betreffenden Populationen gefunden wurden. Kreise: Geflügelte Tiere. Kreuze: Tiere mit Fazettenaugen

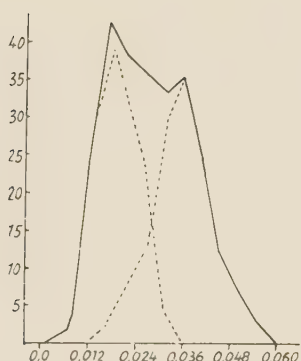


Abb. 22. *Forda marginata* KOCH, Verteilungspolygon der Längenwerte der larvalen Ant.-Endgl.-Borsten. Ausgezogene Linie: Häufigkeitsverteilung beim Gesamtkollektiv. Gestrichelte Linie: Häufigkeitsverteilung bei der „Winterform“ (rechts) und der „Sommerform“ (links)

(Vgl. Fig. 22) Das Verteilungspolygon weist 2 Gipfel auf. Der Versuch, das Gesamtkollektiv auf graphischem Weg in 2 Einzelkollektive zu zerlegen, führte zu einer kurzborstigen Gruppe (größte Häufigkeit im Intervall 5,5–7,5) und einer langborstigen Gruppe (höchste Häufigkeit im Intervall 13,5–15,5). Der Überschneidungsbereich der beiden Einzelpolygone liegt bei den Klassenwerten 7–14.

In Fig. 21 wurden die Werte der larvalen Borstenlänge von sämtlichen Populationen, bei denen Erstlarven oder Embryonen vorlagen, als Funktion der Jahreszeit dargestellt. Ein Vergleich der Ordinatenwerte mit den Verteilungspolygonen von Fig. 22 zeigt, daß die kurzborstige Gruppe von den zwischen Mai und September gesammelten Tieren gebildet wird (= Sommerform), während die Wintertiere, soweit sie überhaupt Larven oder Embryonen besaßen, zur langborstigen Gruppe gehören.

Die in dem Diagr. dargestellten Verhältnisse werden deshalb als Ausdruck eines Saisonpolymorphismus gedeutet¹⁶.

Merkmal 2. Index: Durchmesser der Ant. Gl. III geteilt durch Borstenlänge auf Gl. III bei Ad.

Häufigkeit (Gesamt)	3	30	19	8	3
Häufigkeit Sommerform	3	21	6	1	—
Häufigkeit Winterform	—	9	13	7	3

Klassenintervall des

Indexwertes 0,06–0,15 0,16–0,25 0,26–0,35 0,36–0,45 0,46–0,55

Die Tabelle zeigt, daß sich auch bei den ad. Tieren die Häufigkeitsverteilungen für die Ant. Borstenlänge bei der Sommer- und Winterform unterscheidet.

Merkmal 3. Länge des Ant. Gl. II bei Ad.

Häufigkeit (Gesamt-)	2	18	27	31	19	8	8	2	1
Häufigkeit Sommerform	2	16	20	10	5	4	1	1	—
Häufigkeit Winterform	—	2	7	11	14	4	7	1	1

Klassenmitte	=	10	11	12	13	14	15	16	17	18
mm-Wert	=	0,06								0,11
Umrechnungsfaktor	=	0,00605								
Klassenbreite	=	0,006 mm								

Die Längenwerte der übrigen Ant.-Gl. geben ein ähnliches Verteilungsbild: Innerhalb der $\pm$ kontinuierlichen Gesamtverteilung sind die Maße der Ant.-Gl. der Sommerform durchschnittlich geringer.

¹⁶ Die Präparate der Sammlung BOERNER lassen diesen Saisonpolymorphismus in ganz entsprechender Weise erkennen.

Merkmal 4. Rüssellänge bei Ad.

Häufigkeit:	2	19	39	30	16	2
Klassenmitte:	12	14	16	18	20	22
mm-Wert:	0,59					1,05
Umrechnungsfaktor	= 0,0465					
Klassenbreite	= 0,093 mm					

Es liegt eine gleichmäßige Streuung vor. Sommer- und Winterform unterscheiden sich nicht. Die Verteilungstab. für Körperl., Länge von H. Tarsus I, H. Tarsus II und H.-Tibia sen ebenfalls keine Zweigipfligkeit auf. Auch hier lassen sich Sommerform und Winterform nicht trennen.

Merkmal 5. Index Ant. Gl. III/IV (bei Ad.)

Häufigkeit:	1	1	—	2	17	25	25	24	10	3	1	1
Indexwerte:	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1	2,2	2,3	2,4	2,5	2,6	2,7

Merkmal 6. Index Ant. Gl. II/IV (bei Ad.)

Häufigkeit:	1	6	36	46	20	2
Indexwerte:	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2

Merkmal 7. Index Ant. Gl. III/IV + V (bei Ad.)

Häufigkeit:	1	1	6	16	37	32	12	2	1
Indexwerte:	0,65	0,70	0,75	0,80	0,85	0,90	0,95	1,00	1,05

Zusammenfassung: Die Verteilungskurven der diagnostisch benutzten Größenmaße und Indices ergeben bei Berücksichtigung der jahreszeitlich bedingten Veränderungen ein einheitliches Bild. Die untersuchte *Pentaphis*-Gruppe wird deshalb als Art angesehen. Da die von MORDVILKO 1921 beschriebenen „Arten“ *F. proximalis* und *F. pskovensis* sowie die von THEOBALD (1915) beschriebene *F. hexagona* mit ihren Merkmalen innerhalb des Schwankungsbereiches von *Forda marginata* KOCH liegen, fallen diese Artnamen in synonymie. Zur sicheren Bestimmung der Arten *F. retroflexa* COURCHET und *F. sensoriata* BOERNER sind geflügelte Tiere notwendig. Die ungeflügelten Exules dieser Arten liegen mit ihren Merkmalen ebenfalls im Variationsbereich von *F. marginata* KOCH.

Die larvale Ant.-Borstenlänge erlaubt eine Unterscheidung von Sommerform (von Mai bis September gesammelte Tiere, Verteilungsschwerpunkt der Borstenlänge bei 0,016) und Winterform (Oktober bis April, Verteilungsschwerpunkt der Borstenlänge bei 0,035). Die Sommerform kann neben den Triummatidien Fazettenaugen besitzen, sie kann ferner geflügelte Tiere ausbilden. Bei den ad. Sommertieren sind die Ant.-Gl. und Ant.-Borsten durchschnittlich etwas kleiner als bei der Winterform.

Biologie

Wirtspflanzen (Exules). *Agrostis tenuis* (1 ×); *Apera spica-venti* (1 ×); *Briza media* (1 ×); *Bromus ramosus* (1 ×), *B. erectus* (2 ×); *Calamagrostis arundinacea* (2 ×); *Corynephorus canescens* (6 ×); *Deschampsia flexuosa* (1 ×); *Festuca ovina* (4 ×), *F. rubra* (3 ×), *F. pratensis* (1 ×); *Dactylis glomerata* (1 ×); *Koeleria gracilis* (1 ×); *Agropyrum repens* (1 ×); *Lolium perenne* (1 ×); *Poa pratensis* (16 ×), *P. nemoralis* (1 ×), *P. annua* (1 ×); *Triticum aestivum* (1 ×).

Die Tiere saugen an den Wurzeln, dem Wurzelhals und unterirdischen Ausläufern.

Wirtsbindung: (Die angestellten Übertragungsversuche bedürfen, soweit sie ein negatives Ergebnis hatten, weiterer Überprüfung). Einwandfrei übertragen ließen sich die Populationen von:

<i>Calamagrostis arundinaceae</i>	auf <i>Poa pratensis</i>
<i>Corynephorus canescens</i>	„ <i>Festuca ovina</i>
<i>Poa pratensis</i>	„ <i>Dactylis glomerata</i>
<i>Corynephorus canescens</i>	„ <i>Dactylis glomerata</i>

Nur vorübergehend (5–10 Tage) saugten die Tiere bei folgenden Übertragungen:

von <i>Poa nemoralis</i>	auf <i>Festuca ovina</i>
<i>Corynephorus canescens</i>	„ <i>Agropyrum repens</i>
<i>Corynephorus canescens</i>	„ <i>Poa annua</i>
<i>Calamagrostis arundinaceae</i>	„ <i>Agropyrum repens</i>

Erfolglos blieben Übertragungen von:

<i>Bromus ramosus</i>	auf <i>Agropyrum repens</i>
<i>Poa pratensis</i>	„ <i>Setaria viridescens</i>
<i>Festuca ovina</i>	„ <i>Corynephorus canescens</i>

Die Wahl der für die Übertragung benutzten Wirte richtete sich vorwiegend nach den Wirtsangaben bei BOERNER (1952).

Aus den Ergebnissen können folgende Schlüsse gezogen werden:

1. Die einzelnen Populationen verhalten sich nicht einheitlich. Eine Bindung an bestimmte Wirtsarten scheint nicht zu bestehen. Abgrenzung von Unterarten auf Grund bestimmter Wirte ist nicht möglich.
2. Es können, wie etwa die gelungene Übertragung von *Corynephorus* auf *Dactylis* zeigt, auch Wirte mit sehr verschiedenen Standortsansprüchen (und entsprechenden anatomischen und physiologischen Unterschieden) besiedelt werden.
3. Es scheint zumindest ein Teil der Populationen nicht mehr alle Wirtspflanzen der „Art“ besiedeln zu können.
4. Wenn sich diese vorläufigen Ergebnisse durch weitere Beobachtungen sichern lassen, kann man folgern, daß sich innerhalb der Art *F. marginata* wirtsbedingte Anpassungsvorgänge abspielen, die die Entstehung einer wirtsmäßig enggebundenen (und damit auch morphologisch schärfer ausgeprägten) Art wie *F. dactylidis* verständlich machen.

Holozykl.-Stammform und anholozykl. Form. Hauptwirt der südeuropäischen holozykl. Form (*F. follicularia* PASS.) ist *Pistacia terebinthus* (Gallen = kleine Randfalten der Fiederblättchen). Morphologisch gleichen die mitteleuropäischen anholozykl. Exules (Geflügelte und Ungeflügelte) vollständig den entsprechenden holozykl. Formen (MORDVILKO 1935). Lediglich die Geflügeltenproduktion (Geflügelte wurden im Beobachtungsgebiet nur noch bei etwa 20% der Population beobachtet) ist im Verlauf der Anholozyklie abgesunken. Sexupare Geflügelte wurden bei den mitteleuropäischen Formen nicht mehr angetroffen.

Jahreszyklus der Exules. In der Regel beginnen die Tiere (langborstige Winterform) in der 2. Hälfte des März in den als Winterquartier dienenden *Lasius*-Nestern an den Wurzeln und am Stengelgrund von Grami-

zu saugen. Es sind dies vorwiegend noch Ad., obschon bereits Ende Februar Junglarven geboren werden. Im April verlassen die Tiere, in erster Linie die sehr beweglichen L₁, die Ameisennester und gründen Kolonien an den Wurzeln freiwachsender Gramineen. Erwachsene Tiere wurden noch bis in den Mai hinein in Ameisenbauten gefunden.

Vom Mai an trat nur noch die kurzborstige Sommerform auf. Geflügelte Tiere (stets nur virginopar) erschienen von Anfang Mai bis Ende Juli (nur noch bei etwa 20% der in diesem Zeitraum beobachteten Populationen). Gleichzeitig findet man gelegentlich normalgebaute flügellose Exules mit vielzertigen Augen, eine Eigentümlichkeit, die in der Gattung *Forda* nur noch bei *F. sensoriata* BOERNER 1952 (= *F. marginata* MORDVILKO) zukommt. Während des Sommers können die einzelnen Kolonien aus 40 und mehr Individuen bestehen. Die Generationsdauer (Zeit von der Geburt bis zum Absterben der 1. Junglarven) beträgt in dieser Zeit etwa 14 Tage. Gegen Ende Oktober wird die Sommerform wieder vollständig von der langborstigen Winterform abgelöst. Der Rücktransport in die Ameisenhaufen setzt bereits im Oktober ein. Während im August noch keine *F. marginata*-Populationen in Ameisennestern angetroffen wurden, konnten im Oktober bereits 20% und im November 80% aller Funde dieser Art in Ameisenhaufen (*Lasius niger*, seltener *L. niger*) gesammelt werden. Von Dezember bis Februar sitzen die Tiere in den Gängen der Bauten oder, oft dicht gedrängt, in eigenen Aphidenkammern.

Beziehungen zu Ameisen. Folgende Ameisenarten wurden beim Versuch oder bei der Pflege von *F. marginata* beobachtet: *Lasius flavus* (30×), *L. niger* (5×), *L. alienus* (2×), *L. mixtus* (1×), *Tetramorium caespitum* (1×), *Myrmica laevinodis* (1×), *Solenopsis fugax* (1×).

Insgesamt wurden rund 70% aller beobachteten Populationen zusammen mit Ameisen gefunden. In Zuchtversuchen zeigte die Art keine unmittelbare Abhängigkeit von der Pflege durch Ameisen. Sie überwinterte im Beobachtungsgebiet nur in Ameisenbauten.

Parasiten und Räuber: Nur einmal wurde eine von Aphidiiden (*Aphidius* spec.) parasitierte Population gefunden.

Besiedelte Biotope: Die Art ist eurytop, bevorzugt aber warme und trockene Böden. Feuchte Wiesen, Weiden und Riedwiesen werden — im Gegensatz zu *F. formicaria* — gemieden. Gefunden wurde *F. marginata* in Unkrautgesellschaften, in trockenem, bis mäßig feuchtem Grasland, Magerrasen, Heiden, Heidegesellschaften, lichten, trockenen Laubwäldern und trocken-saumigen, vegetationsarmen Sanddünen (Silbergrasflur).

Fundorte: Mittelfränkisches Becken, Fränkischer Jura, Fichtelgebirge, Oberrheingebiet, Pfälzer Bergland, Oberrheingebiet, Ostschweiz, Schwäbisch-Alb, Bayerische Hochebene.

Forda (*Pentaphis*) *dactylidis* BOERNER 1950

Untersuchtes Material: 1 Präparat der Sammlung BOERNER, 12 eigene Funde.

Ad. ungeflügelter Exul

hellockerfarben, Extremitäten bräunlich. Gestalt breitspindelförmig, gelblich. Cuticula des Kopfes mit Leisten und Dörnchen, die wie bei *F. marginata* angeordnet sind. Ant. 5ggl., wie bei *F. marginata* mit 2 kleinen rundli-

chen prim. Rhin., das dist. Rhin. mit einigen Begleitrhin. Die Länge der Ant. Borsten schwankt zwischen 0,008 und 0,022 (Höchstwert bei Wintertieren). Der kräftig entwickelte Rüssel ermöglicht mit seiner Länge von 0,98—1,40 eine Unterscheidung von der sehr ähnlichen Nachbarart *F. marginata*. Nur Triommatidien vorhanden. Analregion wie bei *F. marginata*, aber meist schwächer sklerotisiert.

Körperl.	1,60 —2,84	Ant.-Gl.	I 0,06 —0,090	Sek. Rhin.	
Rüssel	0,98 —1,40	"	II 0,086—0,120	fehlen	
H.-Tibia	0,51 —0,67	"	III 0,176—0,248		
H.-Tars. I	0,043—0,055	"	IV 0,060—0,127		
H.-Tars. II	0,14 —0,164	"	V 0,110—0,176		
Ant.	0,53 —0,70				

Exul, Erstlarve

Ocker bis grünlich gelb. Gestalt langgestreckt. Wie bei *F. marginata* trägt der Scheitel kleine Chitinleisten, die sich oft in der Form eines polygonalen Netzwerkes anordnen können. Der Körper mit spärlichen kleinen Borsten (0,012—0,015). Ant. 5gl., schon nahezu so lang wie bei den Ad. Das prox. Rhin. ist rundlich, das dist. schmale langgestreckte Rhin. umgreift den halben Gl.-Umfang. Alle Ant.-Gl. tragen lange Borsten (0,029—0,061). Durchmesser des Ant.-Endgl. = 0,030—0,036. Der Rüssel (0,82—1,11) reicht bis zum Körperende.

Ad. geflügelter Exul (virginopar)¹⁷

Farbe, Gestalt, Flügelgeäder, Cuticularstrukturen und Gonapophysen wie bei den Geflügelten von *F. marginata*. Von dieser Art unterscheiden sich die Geflügelten durch die viel höhere Rhin.-Zahl (Abb. 23b). Auf dem Ant.-Gl. III liegen die ovalen sek. Rhin. im basalen Teil in 2—3, im dist. Teil meist nur in 2 Reihen. Die beiden großen prim. Rhin. sind rundlich und unregelmäßig gebuchtet.

Körperl.	2,45	Ant.-Gl.	I 0,080	Rhin. auf	
Körperbr.	1,16	"	II 0,085		
V.-Fl.	2,98	"	III 0,420	III 40—42	
Rüssel	0,80	"	IV 0,150	IV 6	+ 1
H.-Tibia	1,00	"	V 0,176	V 0	+ 1
Ant.	0,89				

Zur Variabilität der Art

Es konnten nur Tiere aus 12 Populationen vermessen werden. Die als Sommerform bezeichneten Tiere wurden im April, Mai, Juni und Juli, die Winterform im Oktober und März gesammelt.

Häufigkeitsverteilung der Ant.-Endgl.-Borstenlänge bei Erstlarven

Umrechnungsfaktor: 0,00243; Klassenbreite: 0,0048

Häufigkeit (gesamt-)	2	7	12	14	8	3	3
Häufigkeit Sommerform	2	7	10	10	2	—	—
Häufigkeit Winterform	—	—	2	4	6	3	3
Klassenmitte	13	15	17	19	21	23	25
mm-Wert	0,031		0,041		0,051		0,061

¹⁷ Es konnte nur ein Tier untersucht werden.

Mit Hilfe der larvalen Ant.-Borstenlänge läßt sich, wenn auch in schwächerem Maß als bei *F. marginata*, eine „Sommerform“ (Verteilungsschwerpunkt der Ant.-Borstenlänge bei 0,04) und eine „Winterform“ (Verteilungsschwerpunkt bei 0,05) unterscheiden.

Biologie

Wirt und Wirtsbindung g. Die Art saugt am Halmgrund und an der Wurzel von *Dactylis glomerata*. Eine vereinzelte auf *Bromus erectus* gefundene Kolonie wird wegen der morphologischen Übereinstimmung ebenfalls *F. dactylidis* gestellt.

Eine Übertragung auf andere Gramineen (*Poa*, *Festuca* usw.) gelang nicht. Dies entspricht der, im Vergleich zu *F. marginata* schärferen morphologischen Ausprägung (= geringere Variationsbreite) der Art auch eine weitangeschrittene ernährungsmäßige Spezialisierung.

Holozykl. Stammform: Nicht bekannt.

Jahreszyklus: Wie bei *F. marginata*. Überwinternde Tiere (Ad. und v.) wurden im März in den Nestern von *Lasius flavus* festgestellt. In einer Juni gesammelten Kolonie wurde eine virginopare Geflügelte angetroffen.

Ameisenbesuch: *F. dactylidis* ist wie die Nachbarart *F. marginata* myrmecophil. Sie wurde zusammen mit *Tetramorium caespitum* (4×), *Lasius flavus* (2×) und *L. niger* (1×) gefunden.

Parasiten und Räuber wurden nicht beobachtet.

Besiedelte Biotope: Die trockenwarme Böden bevorzugende Art findet sich in Unkrautgesellschaften aller Art, in Trockenrasen und in mäßig fruchtbarem Grünland.

Fundorte: Die Art wird von BOERNER 1952 aus dem Naumburger Gebiet und aus den Ostalpen gemeldet. Eigene Funde aus dem Mittelfränkischen Becken, dem Fränkischen Jura, dem Maingebiet und dem Oberrheinischen Oberrhein (Kaiserstuhl).

Forda (Pentaphis) skorkini MORDVILO 1935

syn.: ? *Tychea amycli* KOCH 1856¹⁸. ? *Forda mokrzeckyi* MORDVILKO 1921¹⁸. Nach D. HILLE RIS LAMBERS (brieflich) ferner *Forda marginata* sensu THEOBALD, 1929 und möglicherweise *Fordona italica* sensu ROBERTI 1939.

Untersuchtes Material: 4 eigene Funde.

Ad. ungeflügelter Exul

Grünlich-oliv- bis apfelgrün. Gestalt rundlich oval, hochgewölbt. Cuticula glatt, Scheitel ohne Chitinleisten.

Beborstung: Rücken mehr oder weniger kahl, auf der Ventralseite finden

Fundort, Körperfärbung und morphologischer Habitus meines Materials weisen auf *Tychea* (= *Forda*) *amycli* KOCH 1856 hin. Gegen eine Synonymisierung von „*skorkini*“ MORDV. und „*amycli*“ KOCH macht D. HILLE RIS LAMBERS (brieflich) geltend, daß KOCH eine Art in Getreidefeldern (*Triticum dicoccum*) gesammelt habe, während das von HILLE RIS LAMBERS und mir gefundene Material aus ausgesprochen xerothermen Biotopen stammt. Da die KOCHsche Beschreibung zu wenig Einzelheiten berücksichtigt – das gleiche gilt von MORDVILKOs „*mokrzeckyi*“ – wird in Anlehnung an D. HILLE RIS LAMBERS die vorliegende Art, aber morphologisch gut gekennzeichnete *Pentaphis*-Art unter dem Namen *F. skor-* *ni* MORDV. aufgeführt.

sich spärliche, sehr kleine Borsten. Ant. im Gegensatz zu den übrigen Arten der Untergattung *Pentaphis* mit langen (0,01–0,05), dicht sitzenden Borsten. Auch die Extremitäten lang und dicht beborstet.

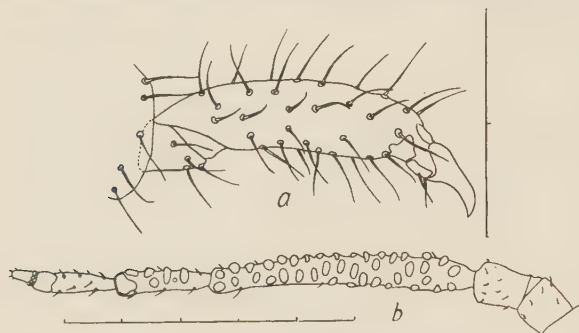


Abb. 23 a *Forda skorkini* MORDV., Hintertarsen des ungeflügelten ad. Exul. b *Forda dactylidis* BOERNER, Ant. des geflügelten virginoparen Exul. Maßstab: Teilstriche = 0,1 mm

Ant. 5-gl., die beiden prim. Rhin. sind klein und rundlich. Die Begleitrhin. des dist. Rhin. meist nicht in einer geschlossenen Gruppe. Rüssel verhältnismäßig kurz und dick. Analregion: Das 8. Tergit, die Cauda, die Anal- und die Genitalplatte sind sklerotisiert. Die Cauda mit zahlreichen

geraden, geknöpften und etwas längeren (bis 0,08) gekrümmten, spitzendenden Borsten. Tarsen (Abb. 23a): das Gl. II erlaubt infolge seiner Länge (0,195–0,220) eine Unterscheidung von den übrigen *Pentaphis*-Arten.

Körperl.	1,80–2,80	Ant.-Gl. I	0,073–0,104	Sek. Rhin.
Rüssel	0,70–0,90	„ II	0,090–0,118	fehlen
H.-Tibia	0,64–0,73	„ III	0,188–0,212	
H.-Tarsus I	0,052–0,055	„ IV	0,104–0,120	
H.-Tarsus II	0,19–0,22	„ V	0,146–0,151	
Ant.	0,60–0,68			

Borsten auf Ant.-Gl. III 0,01–0,05
Durchmesser von Ant.-Gl. III 0,04

Exul, Erstlarve

Hellgrasgrün. Ant., Extremitäten, Rüssel und Kopf dunkel rauchfarben. Gestalt langgestreckt. Der ganze Körper dicht beborstet. (Länge der Borsten 0,024–0,030 mm). Ant. 5-gl., das prox. Rhin. ist klein und oval, das langgestreckte dist. Rhin. umspannt den halben Gl.-Umfang. Die Ant. mit dichtstehenden, langen (0,036–0,058) Borsten. Der Rüssel erreicht das Abd.-Ende nicht (Rüssellänge = 0,60–0,70).

Biologie

Wirte: Die Tiere saugten an den Wurzeln von *Brachypodium silvaticum*, *B. pinnatum*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis* und *Festuca arundinacea*.

Holozykl. Stammform: Nicht bekannt.

Jahreszyklus: Da von dieser seltenen Art nur 4 Populationen gefunden wurden, können keine näheren Angaben gemacht werden. Die Überwinterung dürfte, wie bei den übrigen *Forda*-Arten, in Ameisennestern vor sich gehen. Geflügelte Tiere wurden nicht beobachtet.

Ameisenbesuch: *Tetramorium caespitum* (2×), *Lasius flavus* (1×). Auch D. HILLE RIS LAMBERS (brieflich) erwähnt Ameisenbesuch durch *Tetramorium caespitum*.

Parasiten und Räuber wurden nicht festgestellt.

Besiedelte Biotope: HILLE RIS LAMBERS (brieflich) beobachtete die Art in sehr trockenem Grasland auf sandigem Boden (Silbergrasflur), die eigenen Funde ebenfalls in Magerrasen auf trockenwarmen Sandböden und in Fleckenheideformationen. *F. skorkini* erscheint somit ausgesprochen xerotherme Biotope zu besiedeln.

Fundorte: Bisher in Deutschland nicht nachgewiesen. Eigene Funde aus dem Mittelfränkischen Becken (Erlangen), vom Kaiserstuhl (Oberrheingebiet) und aus dem Burgenland (Neusiedl). HILLE RIS LAMBERS erwähnt die Art aus Holland (HILLE RIS LAMBERS, brieflich), MORDVILKO fand sie in Polen und Rußland.

Gen. *Smynthuroides* WESTWOOD 1849

Typ. auct.: *S. betae* WESTWOOD 1849.

Syn.: *Tychea* PASSERINI 1860 (Typ auct. = *T. phaseoli* PASSERINI 1860, nicht in *Tychea* KOCH 1856 = *Forda* v. HEYDEN enthalten). *Trifidaphis* DEL GUERCIO 1909 (Typ auct. = *Pemphigus radicolica* ESSIG 1909). *Tullenia* VAN DER GOOT 1912 (Typ auct. = *Tychea phaseoli* PASSERINI 1860).

Diagnose für die virginogenen Formen: Ant. der Erstlarve 4-gl., der 2. 5-gl. Die ersten Ant.-Gl. auffallend groß. Gl. II etwa so lang oder länger als Gl. III. Körperbeborstung dicht und gleichmäßig.

Smynthuroides betae WESTWOOD 1849

Syn.: *Pemphigus globosus* WALKER 1852 sec. BAKER 1918. *Tychea phaseoli* PASSERINI 1860. *Pemphigus radicolica* ESSIG 1909. ? *P. trifolii* DEL GUERCIO 1915. *Amycla albicornis* KOCH 1856.

Untersuchtes Material: 15 eigene Funde.

Ad. geflügelter Exul

Schmutzig weißlichgelb bis bräunlichgelb. Kopf, P.-Thor., Ant. und Beine bräunlich. Die Tiere gleichmäßig mit feinem Wachsstaub bepudert. Gestalt rundlich, fast kugelartig, Kopf und P.-Thor. nur schwach vom restlichen Körper abgesetzt. Ohne besondere Cuticularstrukturen. Der ganze Körper gleichmäßig und dicht mit feinen Spitzborsten (Länge 0,050–0,070) besetzt. Die Abd.-Tergite mit 5–7 Querreihen von Borsten. Ant. 5-gl. Gl. II länger als Gl. III. Die beiden prim. Rhin. mit breitem Randwulst. Das prox. Rhin. rundlich, das dist. Rhin. queroval, mit einer Gruppe Begleitrhin. Auf Gl. III gelegentlich einige kleine sek. Rhin. Fazettenaugen fehlen. Rüssel lang und schlank, das 3. Coxenpaar erreichend. Analregion: Tergit 8, Cauda, Anal- und Genitalplatte sklerotisiert und dicht mit Borsten besetzt (Länge 0,080–0,090). Da die Analplatte sehr in die Länge gezogen ist, liegt die Analöffnung auf der Dorsalseite, Gonapophysen: 2 schwach ausgebildete Höcker mit je 5–6 Borsten.

Körperl.	1,95–2,30	Ant.-Gl. I	0,073–0,091
Körperbr.	1,40–1,90	„ II	0,120–0,158
Rüssel	0,60–0,75	„ III	0,115–0,140
Ant.	0,53–0,66	„ IV	0,073–0,097
		„ V	0,140–0,176

Exul, Erstlarve

Bräunlich orange, das Abd. schwach olivgrün. Gestalt langgestreckt (Länge 0,80–1,00, Breite 0,40–0,45). Beborstung wie beim Ad. Ant. 4-gl. Die beiden prim. Rhin. stark quer ausgezogen. Der Rüssel überragt das 3. Coxenpaar (Rüssellänge 0,45 mm).

Jahreszeitlich bedingte morphologische Veränderungen konnten nicht festgestellt werden. Im Gegensatz zu den Angaben bei MORDVILKO (1935), VAN DER GOOT (1913) und ROBERTI (1939) war bei den eigenen Tieren (Ad.) das Ant. Gl. II stets etwas länger als Ant. Gl. III.

Biologie

Wirte (Exules): MORDVILKO (1935) erwähnt als Wirtspflanzen folgende Familien: Chenopodiaceen, Amaranthaceen, Polygonaceen, Cruciferen, Papaveracen, Plantaginaceen, Leguminosen, Euphorbiaceen, Umbelliferen und Compositen. Die eigenen Funde an *Artemisia vulgaris*; *Cerastium arvense*; *Festuca rubra*; *Sedum spurium*; *Solidago canadensis*; *Trifolium pratense*; *Vicia spec.* Die Art ist polyphag.

Holyzykl. Stammform und Parazyklus. Die holozykl. Form bildet in der Südkrim und in Transkaukasien Faltengallen an den Blättern von *Pistacia mutica* (MORDVILKO, 1935).

Die Exules des Beobachtungsgebietes entsprechen morphologisch (abgesehen vom etwas anderen Längenverhältnis der Ant.-Gl. II und III) den Virginogenien der Stammform. Geflügelte Tiere werden im Areal der anholozykl. Form gelegentlich ausgebildet (MORDVILKO 1935, VAN DER GOOT 1915). Sexupare sind jedoch hier nicht gefunden worden.

Jahreszyklus der Exules: Überwinterung (Ad. und Juv.) erfolgt in Ameisennestern (*Lasius flavus*). Ende März wurden die ersten saugenden Kolonien angetroffen. Von April bis Anfang November wurden die Kolonien (mit einer Ausnahme) außerhalb der Ameisennester gefunden. Im November setzte der Rücktransport in die Ameisenbauten ein, wo die Tiere zunächst noch an Wurzeln, später aber in Aphidenkammern angetroffen wurden. Geflügelte Formen konnten im Beobachtungsgebiet nicht festgestellt werden.

Beziehungen zu Ameisen. Bei dem Besuch oder der Pflege der Art wurde 13mal *Lasius flavus* gefunden. Damit wurden insgesamt 85 % der Populationen zusammen mit Ameisen beobachtet. Die Art ist formicophil.

Parasiten und Räuber wurden nicht festgestellt.

Besiedelte Biotope: Vereinzelte Funde in Fettwiesen, Unkrautgesellschaften und Magerrasen.

Fundorte: Mittelfränkisches Becken, Fränkischer Jura, Oberrheingebiet, Bayrisch-Schwäbische Hochebene.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen

**Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch
lebender Aphiden (*Homoptera*, *Aphidoidea*)
(*Anoeciinae*, *Tetraneurini*, *Pemphigini* und *Fordinae*)**

Teil IV (*Ökologische und systematische Erörterungen*)

Von HELMUT ZWÖLFER, München*

Inhalt: IV. Vergleichend ökologisch-biologische Betrachtung der behandelten Gruppen: Wirtskreis und Wirtsbindung. — Einfluß von Klima und Bodenbeschaffenheit. — Parasiten und Räuber. — Beziehungen zu Ameisen. — Wirtschaftliche Bedeutung. — V. Systematische und phylogenetische Erörterungen: Zur Methodik der Artabgrenzung. — Zur Frage der kladogenen Formentrennung. — Artbildung durch ernährungsphysiologische und ökologische Spezialisierung. — Die biologische Gruppe der „Wurzelläuse“ als Ergebnis konvergenter Stammesentwicklung. — VI. Zusammenfassung. — Literaturverzeichnis.

**IV. Vergleichend ökologisch-biologische Betrachtung der
behandelten Gruppen**

In eine Auswertung der im systematischen Teil angeführten biologischen und ökologischen Beobachtungen (Wirtskreis, Wirtsbindung, Generationsverhältnisse, Beziehungen zu Ameisen, besiedelte Biotope usw.) zu ermöglichen, werden im folgenden die Untersuchungsergebnisse nach verschiedenen Gesichtspunkten hin zusammengefaßt.

A. Wirtskreis und Wirtsbindung

Unter den zahlreichen ökologisch-biologischen Faktoren, die auf die Aphiden einwirken, besitzt die Wirtspflanze zweifellos die größte Bedeutung. Das Verhältnis zum Wirt bestimmt nicht nur über Vorkommen und Verbreitung, es kann auch den Massenwechsel, den Zyklus, die Generationsverhältnisse und die morphologische Ausbildung (vgl. Teil I, p. 208) beeinflussen. Die Beziehung zum Wirt darf als wichtigste der — kausalanalytisch faßbaren — phylogenetischen Triebkräfte angesehen werden (MORDVILKO 1928 b, DE RUISSE 1950 a, BOERNER 1952).

1. Die Bindung an den Hauptwirt

Charakteristisch für die behandelten Aphidenarten ist der Umstand, daß die einzelnen Triben oder Unterfamilien, soweit sie in ihrem Holozyklus be-

zogen sind: European Laboratory of the Commonwealth Institute of Biological Control, Delémont, Schweiz.

kannt sind, an gemeinsamen Hauptwirten bzw. Hauptwirtgruppen leben. Im europäischen und westasiatischen Raum besiedeln die Anoeciinen *Cornus*-Arten (*C. sanguinea*, selten *alba*), die *Tetraneurini* *Ulmus*-Arten (*U. laevis*, *scabra*, *campestris*), die *Pemphigini* *Populus*-Arten (*P. nigra*, *italica*) und die *Fordinen* *Pistacia*-Arten (*P. terebinthus*, *lentiscus*, *mutica*, *vera*, *khinjuk*) als Primärwirt.

Allerdings gilt diese Feststellung nicht mehr durchgehend, wenn man die amerikanischen und ostasiatischen Vertreter in die Betrachtung miteinbezieht. Es lassen sich hier folgende Arten (zusammengestellt nach MORDVILKO [1935], MATSUMURA [1917] und BOERNER & HEINZE [1957]) nicht in das oben gegebene Schema einordnen: *Anoeciinae*: *Anoecia karataneii* Sasaki (Japan), besiedelt als Hauptwirt *Magnolia*, Zuordnung zur Gattung *Anoecia* erscheint nach BOERNER & HEINZE (1957) fraglich. *Tetraneurini*: *Tetraneura morioakaensis* Monzen (Japan), Hauptwirt *Zelkova*; *Colophina clematicola* Tak. (Korea), Hauptwirt *Abelicea* und *Zelkova*. *Fordinae*: *Melaphis rhois* Fitch (Nordamerika), Hauptwirt *Rhus*; *Nurudea ibofushi* Mats., *N. rosea* Mats., *N. shiraii* Mats. und *N. yanoniella* Mats. (alle Arten ostasiatisch), Hauptwirt *Rhus*; *Schlechtendalia chinensis* Bell., *Sch. mimifushi* Mats. (beide Arten ostasiatisch), Hauptwirt *Rhus*. Es muß aber berücksichtigt werden, daß die angeführten Tribus und Unterfamilien an Hand von mitteleuropäischen Arten aufgestellt worden sind (BOERNER 1952). Die nachträgliche Zuordnung der nicht-europäischen, oft in ihrer Biologie nur mangelhaft bekannten und nach anderen morphologischen Richtlinien hin untersuchten Arten bedarf in den meisten Fällen einer Überprüfung, die naturgemäß im Rahmen dieser Arbeit nicht durchgeführt werden konnte. Weiterhin ist zu betonen, daß ein Großteil der nearktischen und ostasiatischen *Tetraneurinen*, *Fordinen* und *Pemphiginen* ebenfalls *Ulmus*-, *Pistacia*- und *Populus*-Arten als Hauptwirt besitzt.

Da die *Anoeciinae*, *Tetraneurini*, *Pemphigini* und – mit einem gewissen Vorbehalt – auch die *Fordinae* infolge ihrer weitgehenden morphologischen Übereinstimmung als monophyletische Einheiten betrachtet werden müssen, darf angenommen werden, daß ihre stammesgeschichtliche Entfaltung sich weitgehend an den Vorfahren der heute besiedelten Hauptwirtgruppen abgespielt hat (MORDVILKO 1928). Dabei konnten mit Hilfe der verschiedenen vikarierenden Arten der Hauptwirtgruppen ein weites geographisches Areal besiedelt werden. Beispiele hierfür sind die nordamerikanischen Arten *Tetraneura graminis* Monell und *Colopha ulmicola* Fitch an *Ulmus americana*, *Kaltenbachiella ulmifusus* Walsh. an *Ulmus fulva*, *Thecabius populiconduplifolius* Cowen an *Populus trichocarpa*, *deltoides*, *monilifera* und *balsamifera*, *Th. populimonilis* Ril. an *Populus angustifolia* und *P. balsamifera*, *Th. gravicornis* Patch an *Populus balsamifera*, *Pemphigus populitransversus* Ril. an *Populus balsamifera* und zahlreiche weitere amerikanischen *Pemphigus*-Arten; ferner die mittel- und ostasiatischen Arten *Tetraneura radicolica* Strand (als Wirt wird *Ulmus parvifolia* vermutet), *Kaltenbachiella japonica* Mats. an *Ulmus propinqua*, *Baizongia*, *aedificator* Buckt. und *Geioica lucifuga* Zehnt. (als Hauptwirt wird in beiden Fällen *Pistacia chinensis* vermutet). Angaben nach MORDVILKO 1935, BOERNER & HEINZE 1957 usw.

HILLE RIS LAMBERS (1950 a) weist darauf hin, daß spezialisierte Gallbildungen, die bei den Aphiden nur an den primären Wirten hervorgerufen werden, eine langwährende Bindung an die betreffenden Wirtsarten anzeigen. Solche hochdifferenzierten Blatt- und Blattstielgallen finden sich an den Hauptwirten der untersuchten Arten in außerordentlich vielfältiger Ausbildung (beutelförmige und kammförmige Blattgallen der *Tetraneurini* an *Ulmus*, taschenförmige Blattgallen, spiralig gewundene und kugelförmige Blattstielgallen der *Pemphigini* an *Populus*, blasenförmige, bohnenförmige und hornartig gestaltete Blattgallen der *Fordinae* an *Pista-*

b. Da jede Gallbildung das Ergebnis eines verwickelten Wechselspiels zwischen dem Gallenbildner und der gallenbildenden Pflanze ist, dessen Zuhilfenahme weitgehende gegenseitige Anpassungen erfordert (ZWEIGELT 1929), dürfen gerade die eigenartig und verwickelt gestalteten Gallen der *Tetraneurini*, *Pemphigini* und *Fordinae* als Hinweis auf ein lang-andauerndes Zusammenleben dieser Gruppen mit ihren Hauptwirten angesehen werden.

Wenn man mit BOERNER (1952) die – allerdings nicht unwidersprochen geliebene – Ansicht vertritt, daß die allgemeine stammesgeschichtliche Tendenz bei den Blattläusen auf eine Einengung des ursprünglich weiten Wirtskreises hinzielt (Regel der „harmonischen Lebensraumbeschränkung“ BOERNER 1939), so kann schließlich noch die im Vergleich zu den Nebengenerationen außerordentlich enge Wirtsbindung der Hauptwirtsgenerationen (Monophagie 2. und 1. Grades) als Argument für die Ursprünglichkeit der Beziehung zwischen den genannten Blattlausgruppen und ihren Hauptwirten genommen werden.

2. Die Nebenwirte

Vor hier die Verhältnisse bei den untersuchten Gruppen erörtert werden, soll zunächst eine kurze Übersicht über die auf den einzelnen Nebenwirten getroffenen *Anoeciinae*, *Tetraneurini*, *Fordinae* und die in der Arbeit berücksichtigten *Pemphigini* gegeben werden.

Die Wirtspflanzen sind im folgenden Verzeichnis in systematischer Reihenfolge angegeben worden (nach OBERDORFER, 1949). Bei Wirtsangaben, die nicht auf eigener Beobachtung beruhen, sondern dem Katalogwerk BOERNERS (BOERNER 1952) entnommen wurden, sind die Namen der betreffenden Aphidenarten in Klammern gesetzt. Bei Wirtsbefall, der erst beobachtet wurde, bedeutet der Zusatz x zum Artnamen = nur vereinzelte Funde (3 Populationen), xx = mehrere Funde (3–10 Populationen), xxx = zahlreiche Funde (mehr als 10 Populationen).

Nebenwirtsverzeichnis der untersuchten Aphidenarten (Freilandfunde)

amineae

Bromus mollis L.: *Anoecia haupti* x, *Anoecia furcata* x, *Tetraneura ulmi* x, *Aploneura lentisci* x.

Bromus ramosus Huds.: *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.

Bromus erectus Huds.: *Anoecia nemoralis* x, *Anoecia furcata* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x, *Forda dactylidis* x.

Bromus inermis Leyss.: *Anoecia haupti* x.

Bromus sterilis L.: *Geoica utricularia* x.

Festuca gigantea Vill.: (*Tetraneura ulmi*), *Tetraneura longisetosa* xx, (*Geoica setulosa*).

Festuca arundinacea Schreb.: *Forda skorkini* x.

Festuca pratensis Huds.: *Tetraneura ulmi* xx, *Geoica utricularia* x, *Forda marginata* x.

Festuca rubra L.: *Neanoecia zirnitzi* xx, *Anoecia nemoralis* x, *Tetraneura ulmi* x, *Geoica utricularia* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* xx, *Smynthuroides betae* x.

Festuca ovina L.: *Neanoecia zirnitzi* x, *Anoecia nemoralis* x, *Tetraneura ulmi* xx, *Tetraneura longisetosa* x, *Baizongia pistaciae* x, *Geoica utricularia* xx, *Geoica setulosa* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* xx, *Forda marginata* xx.

Festuca glauca Lam.: *Tetraneura ulmi* x, *Forda formicaria* x.

Brachypodium pinnatum L.: *Anoecia corni* x, (*Anoecia maior*), *Tetraneura ulmi* x, *Tetraneura longisetosa* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda skorkini* x.

Brachypodium silvaticum Huds.: *Neanoecia zirnitzi* x, *Anoecia corni* x, *Tetraneura longisetosa* xx, *Forda skorkini* x.

- Poa annua* L.: *Anoecia corni* x, (*Anoecia haupti*), *Anoecia nemoralis* x, *Tetraneura ulmi* xxx, *Aploneura lentisci* x, *Geoica utricularia* x, *Forda marginata* x.
- Poa nemoralis* L.: *Anoecia nemoralis* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.
- Poa Chaixii* Vill.: *Anoecia nemoralis* x.
- Poa trivialis* L.: *Anoecia nemoralis* x, *Tetraneura ulmi* x.
- Poa pratensis* L.: *Anoecia nemoralis* xxx, *Tetraneura ulmi* xx, *Aploneura lentisci* x, *Baizongia pistaciae* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda skorkini* x, *Forda formicaria* xx, *Forda marginata* xxx.
- Poa compressa* L.: (*Forda marginata*).
- Briza media* L.: *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.
- Dactylis glomerata* L.: *Anoecia corni* xxx, *Tetraneura ulmi* xx, (*Aploneura lentisci*), *Baizongia pistaciae* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* xx, *Forda marginata* x, *Forda dactylidis* xxx, *Forda skorkini* x.
- Cynosurus cristatus* L.: *Anoecia corni* x, ? *Anoecia disculigera* x, *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x.
- Sesleria coerulea* L.: *Anoecia corni* x, *Tetraneura ulmi* xx, *Paracletus cimiciformis* x.
- Lolium multiflorum* Lam.: *Neanoecia zirnitzi* x, *Tetraneura ulmi* x.
- Lolium perenne* L.: *Tetraneura ulmi* xxx, *Geoica utricularia* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.
- Molinia coerulea* L.: *Forda formicaria* x.
- Agropyrum* sp.: (*Paracletus cimiciformis*).
- Agropyrum repens* L.: *Anoecia nemoralis* x, *Anoecia vagans* xxx, *Tetraneura ulmi* xxx, ? *Pemphigus populi* x, (*Aploneura lentisci*), *Forda formicaria* xx, *Forda marginata* x.
- Agropyrum caninum* L.: (*Anoecia krizusi*).
- Secale cereale* L.: (*Tetraneura ulmi*), (*Anoecia vagans*).
- Triticum dicoccum* Schr.: (? *Forda skorkini*).
- Triticum aestivum* L.: *Anoecia vagans* xx, *Tetraneura ulmi* x, (*Aploneura lentisci*), (*Paracletus cimiciformis*), *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.
- Hordeum vulgare* L. und *H. distichum* L.: *Anoecia vagans* xx, *Tetraneura ulmi* x, (*Paracletus cimiciformis*), (*Geoica utricularia*), (*Forda skorkini*).
- Hordeum murinum* L.: *Anoecia vagans* xx, *Tetraneura ulmi* x, *Aploneura lentisci* x.
- Elymus europaeus* L.: *Forda formicaria* x.
- Eragrostis minor* Host.: (*Anoecia haupti*), (*Anoecia vagans*), (*Tetraneura ulmi*).
- Nardus stricta* L.: *Tetraneura ulmi* xxx, *Geoica utricularia* x, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* x.
- Deschampsia caespitosa* L.: *Anoecia nemoralis* x, (*Anoecia furcata*), (*Tetraneura ulmi*), *Tetraneura longisetosa* xx, *Geoica utricularia* x, *Forda formicaria* x.
- Deschampsia flexuosa* L.: (*Anoecia furcata*), *Tetraneura longisetosa* x, *Forda marginata* x.
- Holcus lanatus* L.: *Anoecia corni* xx, *Tetraneura ulmi* xx, *Geoica utricularia* x, *Geoica setulosa* x, *Forda formicaria* x.
- Holcus mollis* L.: *Anoecia corni* x, *Tetraneura ulmi* xx.
- Arrhenatherum elatius* L.: *Anoecia nemoralis* xx, *Anoecia vagans* x, *Tetraneura ulmi* xx, *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x, *Geoica utricularia* x, *Forda formicaria* xx.
- Trisetum flavescens* L.: *Tetraneura ulmi* x, *Forda formicaria* x.
- Avena sativa* L.: *Tetraneura ulmi* xx, *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x, (*Anoecia vagans*).
- Corynephorus canescens* L.: *Tetraneura ulmi* xx, *Baizongia pistaciae* xx, *Geoica utricularia* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* xx.
- Sieglingia decumbens* L.: *Anoecia nemoralis* x, *Forda formicaria* x.
- Koeleria pyramidata* Lam.: *Forda formicaria* x.
- Koeleria gracilis* Pers.: *Paracletus cimiciformis* x, *Forda marginata* x.
- Agrostis alba* L.: *Anoecia corni* xxx, *Geoica setulosa* x.
- Agrostis tenuis* Sibth.: *Neanoecia zirnitzi* xx, *Anoecia corni* xxx, *Anoecia disculigera* x, *Tetraneura ulmi* x, *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x, (*Aploneura lentisci*), *Baizongia pistacia* xx, *Geoica utricularia* xx, *Geoica setulosa* xx, *Paracletus cimiciformis* x, *Forda formicaria* xx, *Forda marginata* x.
- Apera spica-venti* L.: *Tetraneura ulmi* x, *Forda formicaria* x, *Forda marginata* x.
- Calamagrostis* sp.: *Tetraneura ulmi* x, *Geoica utricularia* x.
- Calamagrostis canescens* Web.: *Forda formicaria* x.
- Calamagrostis epigeios* L.: *Anoecia corni* xx.
- Calamagrostis arundinacea* L.: *Forda marginata* x.

- Phleum pratense* L.: *Anoecia nemoralis* xx, *Tetraneura ulmi* x, *Geoica utricularia* x,
Forda formicaria x.
Alopecurus myosuroides Huds.: *Anoecia* sp. x, *Tetraneura ulmi* x.
Alopecurus pratensis L.: *Tetraneura ulmi* x, *Geoica utricularia* x, *Geoica setulosa* xx.
Alopecurus geniculatus L.: *Anoecia nemoralis* x, (*Forda marginata*).
Milium effusum L.: *Forda formicaria* x.
Anthoxanthum odoratum L.: (*Aploneura lentisci*).
Phalaris arundinacea L.: *Anoecia maior* xx.
Panicum sp.: (*Tetraneura ulmi*), (*Geoica utricularia*).
Setaria sp.: (*Geoica utricularia*), (*Forda marginata*).
Setaria viridis L.: *Tetraneura ulmi* xx.
Andropogon Ischaemum L.: (*Tetraneura ulmi*).
Zea Mays L.: *Tetraneura ulmi* x.
- peraceae**
Cyperus sp.: (? *Forda formicaria*).
Eriophorum sp.: (*Paranoecia pskovica*).
Carex sp.: *Paranoecia pskovica* xxx, *Colopha compressa* xx, *Pemphigus bursarius*-
Formengruppe x, *Forda formicaria* x.
Carex rostrata Stok.: (*Forda formicaria*).
Carex ferruginea: *Forda formicaria* x.
Carex curvula: *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x.
- ncaceae**
Luzula silvatica Huds.: *Forda formicaria* x.
- idaceae**
Gladiolus sp.: (*Smynthuodes betae*).
- enopodiaceae**
Beta vulgaris L.: (*Smynthuodes betae*).
Chenopodium sp.: (*Smynthuodes betae*).
- maranthaceae**
Amaranthus sp.: (*Smynthuodes betae*).
- aryophyllaceae**
Cerastium arvense L.: *Smynthuodes betae* x.
- anunculaceae**
Ranunculus flammula L.: (*Thecabius affinis*).
Ranunculus sceleratus L.: (*Thecabius affinis*).
Ranunculus bulbosus L.: *Thecabius affinis* xx.
Ranunculus repens L.: (*Thecabius affinis*).
Ranunculus acer L.: *Thecabius affinis* xx.
- ruciferae**
Brassica sp.: (*Smynthuodes betae*).
Capsella bursa-pastoris L.: (*Smynthuodes betae*).
- assulaceae**
Sedum sp.: *Tetraneura ulmi* x.
Sedum spurium M. Bieb.: *Tetraneura ulmi* x, *Smynthuodes betae* x.
- saceae**
Potentilla reptans L.: ? *Pemphiginus populi* x.
Potentilla anserina L.: ? *Pemphiginus populi* x.
Fragaria sp.: *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x.
- guminosae**
Medicago sativa L.: *Pemphigus* sp. x.
Trifolium pratense L.: ? *Pemphiginus populi* x.
Vicia sp.: *Smynthuodes betae* x.
Phaseolus vulgaris L.: (*Smynthuodes betae*).
- taceae**
Vitis sp.: (*Smynthuodes betae*).
- belliferae**
Aethusa cynapium L.: *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x.
Ligusticum mutellina L.: *Pemphigus bursarius*-Formengruppe x.

Primulaceae

- Lysimachia nummularia* L.: *Parathecabius lysimachiae* xx.
Lysimachia vulgaris L.: *Parathecabius stammeri* x.

Boraginaceae

- Heliotropum europaeum* L.: (*Smynthuroides betae*).

Labiatae

- Origanum vulgare* L.: *Kaltenbachiella pallida* xx.
Thymus serpyllum L.: *Kaltenbachiella pallida* x.
Mentha arvensis L.: *Kaltenbachiella pallida* xx.
Mentha aquatica L.: *Kaltenbachiella pallida* x.
Mentha piperita L.: *Kaltenbachiella pallida* x.
Mentha longifolia L.: *Kaltenbachiella pallida* x.

Solanaceae

- Solanum* sp.: (*Smynthuroides betae*).

Scrophulariaceae

- Veronica chamaedrys* L.: *Baizongia pistaciae* x.

Compositae

- Solidago canadensis* L.: *Smynthuroides betae* x.
Artemisia vulgaris L.: *Smynthuroides betae* x.
Lampsana communis L.: *Pemphigus bursarius* xxx.
Scorzonera sp.: (*Smynthuroides betae*), (? *Paracletus cimiciformis*).
Taraxacum sp.: (*Smynthuroides betae*), (? *Paracletus cimiciformis*).
Taraxacum officinale Web.: *Pemphigus bursarius* xx.
Lactuca sativa L.: *Pemphigus bursarius* xxx.
Sonchus oleraceus L.: *Pemphigus bursarius* xxx.
Sonchus asper L.: *Pemphigus bursarius* x.
Crepis sp.: *Pemphigus bursarius* xxx.

In dem hier gegebenen Verzeichnis konnten auf Grund der eigenen Untersuchungsergebnisse insgesamt 146 neue Wirtsnachweise gebracht werden. Damit erhöht sich die Zahl der in BOERNERS Katalogwerk (BOERNER 1952) für die *Anoeiinae*, *Tetranneurini*, *Fordinae* und *Pemphigini* (soweit sie in den eigenen Untersuchungen berücksichtigt wurden) angeführten Wirtspflanzen um mehr als das Doppelte.

3. Wirtsbefall und Wirtsbindung bei den Nebenwirtsgenerationen

Im Gegensatz zu der einheitlichen Monophagie der Hauptwirtsgenerationen steht die stark wechselnde Wirtsbindung der Exules. Gemeinsam ist hier nur die weitgehende unterirdische Lebensweise. Die Tatsache, daß ganz verschiedenartige Teile des Wirts (Haupt- und Nebenwurzeln, Ausläufer, Stengelgrund und Blattbasis, im Zuchtversuch vielfach auch oberirdische Blatt- und Stengelteile) besiedelt werden können, zeigt, daß diese subterrane Lebensweise nicht so sehr die Folge einer ernährungsphysiologischen Spezialisierung auf bestimmte Organe der Wirtspflanze ist, sondern mehr eine ökologische Anpassung an das Leben im Bodenbereich darstellt.

Zwischen den wohlbekannten, rein oberirdisch lebenden Aphiden („Blattläuse“) und den obligatorisch unterirdisch lebenden Arten („Wurzelläuse“) vermitteln Formen, die sich am gleichen Wirt zeitweilig oberirdisch und zeitweilig unterirdisch aufhalten. Hierher gehören die im Untersuchungsgebiet angetroffenen Populationen von *Thecabius affinis* und *Parathecabius stammeri*, bei denen die Exules sommersüber oberirdisch an Ausläufern oder im unteren Stengelbereich leben, im Spätherbst aber zu den unterirdischen Stengelpartien und zu Teilen des Wurzelsystems abwandern. Schöne Beispiele

er solch einen Wechsel zwischen oberirdischem und unterirdischem Befall an der gleichen Wirtspflanze stellte WELLENSTEIN (1930) bei verschiedenen Chniden fest. Allerdings werden hier, im Gegensatz zu den erwähnten bein Pemphiginen die unterirdischen Pflanzenteile während des Sommers aufgesucht. Entsprechende eigene Beobachtungen liegen auch für eine große Zahl von hemisubterranean Aphidinen (*Aphis*, *Pergandeida*, *Cerosipha*, *Tortulidius*, *Brachycaudus* etc.) vor.

Um einen Überblick über die mannigfachen Wirtsbindungsgrade der Exulanten zu bieten, werden im folgenden die untersuchten Arten in ein von HERING (1950) übernommenes und teilweise abgeändertes Wirtsbindungssystem eingeordnet:

Polyphag (an über 13 Familien der Dicotylen und Monocotylen) ist *Smynthuroides betae*. Das auf S. 5/6 gegebene Nebenwirtsverzeichnis vermag diese Polyphagie nur teilweise zu veranschaulichen, da in die betreffende Liste neben den eigenen Funden nur die von BOERNER (1952) angeführten Beispiele aufgenommen wurden. Unter Heranziehung zusätzlicher Literaturangaben hätte die Wirtsliste von *Smynthuroides betae* noch beträchtlich erweitert werden können.

Pleophag (an mehreren verwandten Wirtsfamilien) sind *Forda formicaria* und zumindest eine der *Pemphigus bursarius*-ähnlichen Formen (Teil II, S. 574).

Oligophag (an mehreren Gattungen derselben Familie) sind *Neanoecia vernalis*, *Anoecia corni*, *Anoecia ? disculigera*, *Anoecia haupti*, *Anoecia nemoralis*, *Anoecia vagans*, *Colopha compressa*, *Kaltenbachella pallida*, *Tetraneura ulmi*, *Tetraneura longisetosa*, *Pemphigus bursarius*, *Aploneura lentis*, *Baizongia pistaciae*, *Geoica utricularia*, *Geoica setulosa*, *Paracletus ciceriformis*, *Forda marginata* und *Forda skorkini*. Bei *Tetraneura ulmi*, *Pemphigus bursarius* und *Baizongia pistaciae* wurde vereinzelt eine Besiedelung von Vertretern anderer, nicht näher verwandter Wirtsfamilien festgestellt (disjunktive Oligophagie). Unter den in ihrer Gesamtheit oligophagen Arten *Anoecia corni*, *Anoecia nemoralis* und *Forda marginata* sind einzelne Populationen auf bestimmte Wirte des jeweiligen Wirtskreises beschränkt (beginnende Wirtsrassenbildung). Bei *Tetraneura ulmi*, *Anoecia vagans*, *Geoica utricularia* und – vielleicht mit Ausnahme der alpinen Populationen – auch *Forda formicaria* konnte im Gegensatz zu den vorher aufgezählten Arten keine Spezialisierung auf bestimmte Wirte des Gesamt-Wirtskreises festgestellt werden.

Monophag im 2. Grad (an mehreren Arten einer Gattung) sind aufgrund der bisher vorliegenden Beobachtungen *Paranoecia pskovica* (im Untersuchungsgebiet nur an der Wirtsgattung *Carex*, in der Literatur wird ferner noch *Eriophorum* genannt) und *Thecabius affinis*.

Als Monophagie 1. Grades (nur an einer Wirtsart) darf bis jetzt die Wirtsbildung bei *Anoecia maior* (in der Literatur wird ein weiterer Wirt erwähnt), *Parathecabius lysimachiae*, *Parathecabius stammeri* und *Forda actylidis* (ein vereinzelter Fund von einer zweiten Wirtsart) angesehen werden. Diese in drei verschiedenen Unterfamilien bei einzelnen Formen beobachtete Monophagie 1. Grades wird als Folge einer stufenweisen Eingliederung des Wirtskreises betrachtet (vgl. S. 37).

B. Einfluß von Klima und Bodenbeschaffenheit

Die die Verbreitung einzelner Arten bestimmende Wirkung großklimatischer Faktoren läßt sich bis zu einem gewissen Grad aus den besiedelten Höhenstufen ablesen (Tab. 10). Den Einfluß kleinklimatischer und edaphischer Faktoren deuten die besiedelten Biotope an (Tab. 11). Ein Faunenvergleich der untersuchten Böden liefert schließlich einen weiteren Einblick in die Rolle der Bodenbeschaffenheit (S. 11).

1. Die besiedelten Höhenstufen (Einfluß des Großklimas)

In Tab. 10 wurden die Höhenstufen, in denen die einzelnen Arten nachgewiesen werden konnten, zusammengestellt. Dabei ist zu berücksichtigen, daß das eigentliche Beobachtungsgebiet nur die beiden unteren Stufen umfaßt. Sicherlich vermag ein Teil der bisher nur hier gesammelten Arten auch in größerer Höhenlage zu leben. Deshalb vermag die Tabelle kein genau zutreffendes Bild der vertikalen Verbreitung der behandelten Arten zu bieten. Dennoch dürfte sie eine Vorstellung von der Häufigkeit des Vorkommens in den einzelnen Höhen vermitteln.

Es kann angenommen werden, daß im mitteleuropäischen Raum der Verbreitungsschwerpunkt der behandelten Arten in den beiden unteren Stufen liegt. In der klimatisch wesentlich rauheren Stufe der oberbayrischen Hochebene wurde trotz sorgfältiger Nachsuche nur noch die Hälfte der Arten gefunden. Aus der Mittelgebirgsstufe konnte nur noch der vierte Teil der im Tiefland beobachteten Artenzahl nachgewiesen werden.

Forda formicaria, *Tetraneura ulmi* und *Pemphigus bursarius*-ähnliche Populationen leben auch im alpinen Bereich (alpine Mattenregion, Krummseggenrasen, alpine Zwergstrauchheide). Während die alpinen Populationen von *Forda formicaria* und *Tetraneura ulmi* in biologischer Hinsicht (Wirtspflanzen, Beziehungen zu Ameisen) von den übrigen Vertretern der Art zwar etwas abweichen, morphologisch aber völlig mit ihnen übereinstimmen, können in den alpinen *Pemphigus*-Populationen lokale Sonderformen vermutet werden (Teil II, S. 573, 574)¹.

JANETSCHKE (1955) konnte in den Hochalpen der Dauphiné zwischen 3360 und 3400 m Meereshöhe an *Carex*-Wurzeln eine *Aploneura*-Art sammeln, deren alpinen Vorkommen in Tab. 10 miteingetragen worden ist. Die 2 apteren Exules wurden von BOERNER (1952) als neue Art *Aploneura werthi* beschrieben. Nach der von BOERNER (1952, S. 476) gegebenen Kurzdiagnose zu schließen, stehen die Tiere der *Aploneura lentisci* zumindest sehr nahe. Eine Überprüfung der systematischen Stellung dieser alpinen *Aploneura*-Populationen an Hand weiteren Materials wäre erwünscht.

Die Tab. 10 zeigt eine verhältnismäßig große ökologische Valenz bei den *Fordinae* und *Tetraneurini*, eine geringere bei den *Anoeciinae* und eine sehr geringe bei den *Pemphigini* (hier wohl weitgehend wirtsbedingt). Ein gewisses Interesse besitzt dieser Befund im Hinblick auf die von MORDVILKO (1935 usw.) aufgestellte Relikttheorie (Teil III, p. 130).

¹ Bisher nur aus dem hochalpinen Bereich bekannt sind die hier nicht berücksichtigten *Pemphigini* *Parathecabius saliciradicis* BOERNER und *P. cerastii* BOERNER. Beide Arten sind bisher nur einmal gefunden worden (BOERNER 1952).

Tabelle 10

Nachweise der einzelnen Arten aus den verschiedenen Höhenstufen

Höhenstufen, aus denen eigene Funde vorliegen	Süddeutsch. Tiefland (fränk. Becken, Maingebiet, O.Rhein)	Stufe des fränkischen Jura	Stufe der oberbayr. Hochebene (Alpen- vorland)	Mittel- gebirgsstufe (südl. Schwarz- wald)	Alpine Stufe (Oetztaler Alpen, Karwendel)
Meereshöhe	250-400 m	400-500 m	500-600 m	700-1200 m	1500-2300 m
<i>Anoeciinae</i>					
<i>Paranoecia pskov.</i>	-----	?	-----		
<i>Neanoecia zirnitzi</i>	-----			-----	
<i>Anoecia corni</i>	-----			-----	
<i>A. ? disculigera</i>	-----				
<i>A. maior</i>	-----				
<i>A. haupti</i>	-----				
<i>A. nemoralis</i>	-----				
<i>A. furcata</i>	-----		?	(—)	
<i>A. vagans</i>	-----				
<i>Tetraneurini</i>					
<i>Colopha compressa</i>	-----				
<i>Kaltenbachella p.</i>	-----				
<i>Tetraneura ulmi</i>	-----				
<i>T. longisetosa</i>	-----	?	-----		
<i>Pemphigini</i>					
<i>Thecabius affinis</i>	-----				
<i>Parathecabius lys.</i>	-----				
<i>P. stameri</i>	-----				
<i>Pemphigus bursarius</i>	-----				
<i>P. bursarius</i> -ähnliche	-----				
Formen	-----				
<i>Fordinae</i>					
<i>Aploneura lentisci</i>	-----				(—)
<i>Baizongia pistaciae</i>	-----				
<i>Geoica utricularia</i>	-----				
<i>G. setulosa</i>	-----				
<i>Paracletus cimiciformis</i>	-----				
<i>Forda formicaria</i>	-----				
<i>F. marginata</i>	-----				
<i>F. dactylidis</i>	-----				
<i>F. skorkini</i>	-----				
<i>Smynthuroides betae</i>	-----				

2. Die besiedelten Biotope

(Einfluß kleinklimatischer und edaphischer Faktoren)

Tab. 11 gibt einen Überblick über die durch Pflanzengesellschaften gekennzeichneten Biotope, aus denen das eigene Material stammt. Auch hier gilt die Einschränkung, daß nicht die vollständige Verbreitung, sondern nur das Häufigkeitsverhältnis dargestellt werden kann. Ferner muß berücksichtigt werden, daß bei Arten mit engem Wirtskreis das Wirtsverhältnis und nicht die abiotischen Faktoren über das Vorkommen bestimmen.

Tabelle 11

Nachweise der einzelnen Arten aus den untersuchten Biotopen

Untersuchte Biotope (Benennung der Vegetationseinheiten nach OBERDORFER 1949)	Alpine Magerrasen (<i>Caricete curvulae</i>)	Felsenheide (<i>Seslerietea</i>)	Silbergrasflus (Dünen) (<i>Corynephoretea</i>)	Steppenheide (<i>Brometea</i>)	Bodensaure Magerrasen (<i>Nardetalia</i>)	Unkrautgesellschaften (<i>Rudereo-Secalinetea</i>)	Fettwiesen (<i>Arrhenatheralia</i>)	Riedwiesen (<i>Molinietalia</i>)	Moorbodengesellschaften (<i>Oxycocco-Sphagnetea</i>)	Eichen-Buchenhäuser (<i>Querceto-Fagetalia</i>)	Erlenbruchwälder (<i>Alnetea glutinosae</i>)
<i>Anoeciinae</i>											
<i>Paranoecia pskovica</i>			(—)		---	---	---	---	---		
<i>Neanoecia zirnitzi</i>			(—)	(—)	---	---	---	---	---		
<i>Anoecia corni</i>			(—)		(—)	(—)	---	(—)		(—)	
<i>A. ? disculigera</i>			(—)		(—)	(—)					
<i>A. maior</i>						(—)		(—)			
<i>A. haupti</i>				(—)	(—)	(—)					
<i>A. nemoralis</i>				(—)	---	---	---				
<i>A. furcata</i>				(—)	(—)	(—)					
<i>A. vagans</i>			(—)		---	---	---	(—)			
<i>Tetranewrini</i>											
<i>Colopha compressa</i>								---	---		
<i>Kaltenbachella pallida</i>		(—)		(—)		(—)		---	---	(—)	(—)
<i>Tetraneura ulmi</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	---		
<i>T. longisetosa</i>											---
<i>Pemphigini</i>											
<i>Thecabius affinis</i>							---	---	---		
<i>Parathecabius stammeri</i>											(—)
<i>P. lysimachiae</i>								(—)			
<i>Pemphigus bursarius</i>					---	---	---	---			
<i>Fordinae</i>											
<i>Aploneura lentisci</i>	(—)				(—)						
<i>Baizongia pistaciae</i>			---	---	---						
<i>Geocica utricularia</i>			---	---	---		---				
<i>G. setulosa</i>			---	---	---		---				
<i>Forda formicaria</i>	---	---	---	---	---	---	---	---			
<i>F. marginata</i>			---	---	---	---	---				(—)
<i>F. dactylidis</i>			---	---	---	---	---				
<i>F. skorkini</i>		(—)	---	---	---	---	---				
<i>Paracletus cimiciformis</i>		(—)	---	---	---	---	---				
<i>Smynthuroides betae</i>					---	---	---				
--- = Nachweis; (—) = nur vereinzelte Funde.											

Bei den nur in einzelnen Biotopen vorkommenden Arten: *Tetraneura longisetosa* (ombrophil), *Paranoecia pskovica* (hygrophil), *Colopha compressa* (hygrophil), *Aploneura lentisci*, *Forda skorkini*, *Paracletus cimiciformis* und *Baizongia pistaciae* (alle vier thermophil und xerophil), bei denen die ökologische Valenz der besiedelten Wirte und Wirtsgruppen größer ist als die der betreffenden Aphiden, darf ein unmittelbarer, die Verbreitung bestimmender Einfluß der klimatischen und edaphischen Faktoren angenommen werden.

Die biotopmäßig bedingten Verschiedenheiten im Ameisenbesuch werden auf S. 16 behandelt.

Bemerkenswert erscheint die starke Verbreitung der Fordinen in trockenen und steppenähnlichen Biotopen (vgl. Teil III, S. 131).

3. Die Besiedlung der einzelnen Böden (Einfluß des edaphischen Faktors)

Die untersuchten Böden gehören zum Typ der braunen Waldböden und der Moosböden.

a. Grundwassernahe Böden

(Gleiartige Böden, anmoorige Böden und Torfböden)

Die Wurzelaphidenfauna dieser Böden ist spärlich. Gefunden wurde hier *Paranoecia pskovica*, *Colopha compressa*², *Kaltenbachiella pallida*, ferner die beiden *Parathecabius*-Arten, gelegentlich auch *Thecabius affinis*. Die aufgezählten Arten weisen eine Reihe gemeinsamer morphologischer und biologischer Züge auf: Sie besitzen Wachsdrüsen (Ausnahme: Virgines von *Paranoecia*), sie sind bleich weißlich oder gelblich gefärbt, der perianthale Haarkranz (= Trophobioseorgan) fehlt (Ausnahme: *Paranoecia*). Es liegen keine formicophilen Beziehungen vor. (Ausnahme: *Paranoecia*; es werden aber hier noch die mit einer dichten Wachshülle versehenen Eier frei in den Boden abgelegt. Im Gegensatz zu *Neuroecia* erfolgt keine Deponierung in Ameisenhaufen.) Oft leben die Wurzelaphiden der feuchten Böden in einer gemeinschaftlichen Hülle aus Wachsfilamenten.

b. Typische Grünlandböden

(Lehmig-sandige Böden, Lehm Böden, Tonböden)

Der größte Teil der behandelten Arten wurde in diesen Böden gefunden. Kennzeichnend sind *Anoecia corni*, *A. vagans*, *A. nemoralis*, *Tetranoea ulmi*, *Pemphigus bursarius*, *Forda*- und *Geocica*-Arten. Wachsdrüsen kommen zwar gelegentlich vor, die Ausscheidung umfangreicher Wachsfilamente (*Pemphigus bursarius*) ist aber selten. Manche hierher gehörige Arten sind lebhaft gefärbt (*Forda*: blaugrün bis bräunlich, *Tetranoea*: orange bis rotlich). Fast alle Arten sind formicophil und besitzen ein Trophobioseorgan. Die wichtigsten Trophobiosepartner sind *Lasius flavus* und *L. niger*. Die Überwinterung der anholozyklischen Populationen erfolgt in der Regel in Ameisenbauten.

Im Gegensatz zu SCHMUTTERERS (1952) Beobachtungen bei subterranean Cocciden zeigen schwere Tonböden mit dichter Struktur nahezu die gleiche Besiedlung mit Wurzelaphiden wie leichte, lockerkrümelige Lehm Böden. Die Ursache dafür dürfte in der bei den unterirdisch lebenden Aphiden wesentlich stärker ausgeprägten Formicophilie zu suchen sein. Durch die Grabtätigkeit verschiedener *Lasius*-, *Tetramorium*- und *Myrmica*-Arten ist vielen Wurzelaphiden auch in dichten Tonböden noch ein Zugang zu den Wurzeln und unterirdischen Sproßteilen der Wirtspflanzen möglich.

PEUSS (1928) bezeichnet *Colopha compressa* als eine Leitform für die „Lebensgemeinschaft der Gräser“ in nordwestdeutschen Hochmooren.

c. Trocken-warme Böden (Rendzina, Löß, Quarzsandböden)

Die Wurzelaphidenfauna der untersuchten trockenwarmen und heißen Böden (Sanddünen des Regnitzbeckens, Rendzinen des fränkischen Jura, Lößböden des Kaiserstuhlgebiets [Oberrhein]) erwies sich teils als ebenso reichhaltig wie die Fauna auf Lehm- und Tonböden, teilweise wurden noch stärkerer Besatz und größere Artenzahlen gefunden. Neben einer Reihe von Wurzellausarten, die auch in mäßig warmen und etwas feuchten Böden vertreten sind, kommen hier thermophile und xerophile Formen vor: *Aploneura*, *Baizongia*, *Paracletus*, *Forda skorkini*. Die Formicophilie ist in dieser Gruppe am deutlichsten ausgebildet. Als Trophobiosepartner tritt neben *Lasius flavus* verstärkt *Tetramorium caespitum*, gelegentlich auch *Lasius alienus* und *Solenopsis fugax* auf. Die Überwinterung vollzieht sich vielfach nur in Ameisenbauten.

Unter den Formen, die trocken-warme Böden bewohnen, sind die Fordinen besonders stark vertreten.

Im Herbst 1957 ermöglichte es eine Exkursion in die sommerheißen, niederschlagsarmen „Steppen“-Gebiete östlich des Neusiedler Sees (Burgenland), einen Einblick in die Wurzelaphidenfauna schwarzerdeähnlicher Böden des pannonischen Klimabereichs zu gewinnen. Über die Sammelergebnisse wird an anderer Stelle berichtet. Eindrucksvoll war hier die außerordentlich hohe Besiedlungsdichte, in der *Tetraneura ulmi* sowie verschiedene Fordinen gefunden wurden. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in Süddeutschland konnte stellenweise (Hansag-Wiesen) in jedem zweiten untersuchten Grashorst Wurzellausbefall festgestellt werden.

C. Parasiten und Räuber

Es ist bekannt, daß bei vielen oberirdisch lebenden Blattlausarten der jährliche Gang des Massenwechsels durch den Vertilgerkreis beeinflusst wird. Der häufig zu beobachtende auffällige Populationsrückgang nach dem früh-sommerlichen Höchststand scheint, soweit er nicht wirtsbedingt ist (vgl. KENNEDY, 1950), weitgehend durch das Eingreifen der Räuber und Parasiten verursacht zu sein. Vielfach vermag dabei der Vertilgerkreis in kurzer Zeit ganze Kolonien zu vernichten. Als Beispiel für den saisongebundenen Einfluß der Räuber und Parasiten auf die Populationsdynamik mancher Blattlausarten seien hier nur die interessanten Untersuchungsergebnisse von MEIER (1957) erwähnt. Dort wurde für die Erbsenblattlaus festgestellt, daß mit fortschreitender Vegetationszeit ein mehr und mehr in Erscheinung tretendes Überhandnehmen der Blattlausfeinde den Blattlausschäden entgegenwirkt.

Demgegenüber ist die Rolle der bei den von uns beobachteten Wurzelläusen räuberisch oder parasitär lebenden Blattlausvertilger unbedeutend³. Eine vollständige Vernichtung einzelner Kolonien wurde lediglich bei *Tetraneura ulmi* beobachtet. Es ist dies gleichzeitig die Art mit dem höchsten bei den eigenen Untersuchungen beobachteten Parasitierungsgrad (von

³ Es sei darauf hingewiesen, daß CUTRIGHT (1925) nach eingehenden Untersuchungen an nordamerikanischen Wurzelläusen ebenfalls zu der Feststellung gelangt, daß subterrane Aphiden außerordentlich wenig unter Räubern und Parasiten zu leiden haben.

70 Populationen waren ca. 7% durch *Aphidius* sp. befallen). Schwächere Parasitierung (ebenfalls durch Aphidiiden) wurde bei *Forda formicaria*, *F. arginata* und einigen *Anoecia*-Arten gefunden. Räuberisch lebende Syrphidenlarven wurden in unbedeutendem Maße bei einigen Anoeciinen und Coccinelliden festgestellt. An einigen relativ häufigen Aphidenarten (z. B. *Geocica tricularia*) konnten während der eigenen Untersuchungen weder Räuber noch Parasiten beobachtet werden.

Im folgenden wird eine durch Literaturangaben erweiterte Liste der betroffenen Räuber und Parasiten gegeben, wobei auch die wichtigeren Feinde der Gallengenerationen zusammengestellt wurden:

Nematodes: In einer ad. *Baizongia pistaciae* wurde einmal eine Merithidenlarve gefunden. BOERNER und HEINZE (1957) erwähnen Befall durch Nematodenlarven bei *Smynthuroides betae*. DAVIS (1916) stellte in den USA bei *Anoecia-Exules* eine Infektion mit Nematoden fest.

Acari: Als Externparasiten wurden im Untersuchungsgebiet gelegentlich Trombidiidenlarven (*Allothrombium fuliginosum* Herm. und andere Arten) beobachtet. Erwachsene Trombidiiden fallen gelegentlich Wurzelläuse an und saugen sie aus.

Coleoptera: Vereinzelt wurden die unterirdisch lebenden Larven der Coccinellide *Platynaspis luteorubra* Goeze in Wurzellauskolonien gefunden. Aus den USA werden von MAXON (1916) die Coccinelliden *Scymnus melsheimeri* Weise (*collaris* Melsh.), *Sc. appalacheus* und *Hippodamia convergens* Guér. als Predatoren an den Wurzellauspopulationen von *Pemphigus betae* Doane gemeldet.

Rynchota: SCHÜTZE (1936) gibt als Räuber der Gallengeneration von *Tetraneura ulmi* die Reduviide *Empicoris (Ploiariola) culiciformis* Deg. an. BOERNER & HEINZE (1957) erwähnen bei *Pemphigus bursarius* (? Gallengeneration) die Anthocoride *Triphleps (Orius) minutus* L. Nach COOLEY (1914) tritt in den USA bei den Herbstmigranten von *Pemphigus betae* die Coccinellide *Reduvius fers* L. auf.

Diptera: Die Chloropidenarten *Thaumatomyia (Chloropisca) notata* Mg. und *Th. (Ch.) glabra* Mg. werden von ACZÉL (1940) und weiteren Autoren als wichtige Vertilger von *Pemphigus bursarius* an Salatwurzeln genannt. BALACHOWSKI & MESNIL (1935) stellten *Thaumatomyia*-Arten auch bei *Anoecia* fest. PARKER (1918) und weitere amerikanischen Autoren bezeichnen *Th. glabra* als den wirksamsten Feind der Zuckerrübenlaus (*Pemphigus betae* Doane).

Syrphidenlarven wurden während der eigenen Untersuchungen gelegentlich bei Populationen von *Anoecia corni*, *A. maior*, *A. nemoralis* und *Tetraneura ulmi* gesammelt. Gezüchtet wurden die Imagines einer *Syrphus* sp. und von *Heringia (Pipizella) maculipennis* Mg. Die Nachbarart *H. virens* L. wurde von HEEGER (1858) bei Aphiden an Umbelliferenwurzeln gefunden. von KURIR (1949) wird sie – zusammen mit *Pipiza festiva* Mg. – für *Pemphigus spirothecae* Pass. (in Blattstielgallen an *Populus*) erwähnt. BOERNER & HEINZE (1957) zählen weiterhin für *Baizongia pistaciae* und *Geocica tricularia* (? Hauptwirtsgenerationen) *Neocnemodon vitripennis* Mg. und *Heringia heringi* Zett. auf. GRANDI (1921) beobachtete die letztgenannte Art auch bei *Aploneura lentisci* (Gallengeneration). Berücksichtigt man ferner die nordamerikanischen Nachweise von *Pipiza femoralis* Loew an *Colophila micola* Fitch (BOERNER & HEINZE, 1957) und von *Pipiza pisticoides* Will.,

P. albipilosa Will. und *P. californica* Davids. an *Pemphigus*-Arten an Pappel (DAVIDSON, 1916, 1917), so darf ausgesagt werden, daß es unter den aphidivoren Syrphiden in erster Linie die Vertreter der *Pipizini* (*Pipiza*, *Heringia*, *Cnemodon*) sind, die die *Tetraneurini*, *Pemphigini* und *Fordinae* ausbeuten. (Eine allgemeine Erörterung der Wirtsverhältnisse dieser Syrphidengruppe bringen DELUCCHI, PSCHORN-WALCHER & ZWÖLFER [1957].)

Leere Puparien von Vertretern der Chamaemyidengattungen *Leucopis* wurden während der eigenen Untersuchungen bei Kolonien von *Kaltenbachiella pallida* angetroffen. GRANDI (1921) und weitere Autoren stellten *Leucopis palumbi* Rond. bei den Gallengenerationen von *Aploneura lentisci* fest. Nach SCHUMACHER (1919) tritt *Leucopis nigricornis* Eggers bei *Pemphigus bursarius* (Gallengenerationen) auf. Einem unveröffentlichten Wirtsverzeichnis von PSCHORN-WALCHER (Delémont) werden noch folgende Angaben entnommen: *Leucopis bursaria* Rond. an der Gallengeneration von *Pemphigus bursarius*. *Leucopis palumbi* Rond. bei den Gallengenerationen von *Geioica*, *Aploneura* und *Forda* auf *Pistacia atlantica*, *Leucopis puncticornis* Mg. bei der Gallengeneration von *Tetraneura ulmi*.

Hymenoptera: Bei den eigenen Untersuchungen wurden noch unbestimmte Aphidiiden aus der Gattung *Aphidius* als Parasiten von *Anoecia corni*, *A. vagans*, *Tetraneura ulmi*, *Forda formicaria* und *F. marginata* beobachtet. BOERNER und HEINZE (1957) führen für *Smynthuroides betae* Parasitierung durch *Aphidius ervi* Hal. und *Praon abjectum* Hal. an.

Neuroptera: Aus dem Beobachtungsgebiet liegt ein einzelner Fund einer *Chrysopa*-Larve aus einer in einem *Lasius*-Bau überwinternden *Forda formicaria*-Population vor. SCHÜTZE (1936) gibt für *Tetraneura ulmi* (Gallengeneration) als Predator die Hemerobiide *Drepanopteryx phalaenoides* L. an.

Lepidoptera: Verschiedentlich wird aus *Pistacia*-Gallen von *Forda*, *Geioica* und *Baizongia* (YAKHONTOV 1938, BODENHEIMER und SWIRSKI 1957) die Larve der Pyralidenart *Alophila combustella* H. S. als Räuber an fundatrigenen Fordinen gemeldet.

Die Liste zeigt, daß der Vertilgerkreis der untersuchten Wurzellausgruppen sich im wesentlichen aus Vertretern derselben Familien, die oberirdisch lebende Blattläuse angreifen, zusammensetzt (Coccinelliden, Syrphiden, Chamaemyiden, Aphidiiden usw.). Ein Teil der Räuber, so etwa *Thaumatomyia notata* und *glabra*, *Platynaspis luteorubra* und vielleicht einige *Aphidius*-Arten scheinen auf subterrane Aphiden spezialisiert zu sein, während andererseits manche der aufgezählten Syrphidenarten sowohl an oberirdischen als auch an unterirdischen Aphidenpopulationen leben können, aber offenbar mit Vorliebe die wachsabscheidenden Eriosomatiden befallen. Hinweise auf eine die Wurzelläuse treffende Gefährdung größeren Ausmaßes durch räuberische Formen der Bodenfauna wurden nicht gefunden. Der beobachtete Befall durch Milben und Mermithiden war ohne Bedeutung.

Der Schutz der Aphidenkolonien durch Ameisenbesuch spielt nur eine untergeordnete Rolle. Von Aphidiiden parasitierte Aphidenpopulationen wurden wiederholt auch in Ameisenbauten (*Lasius flavus*, *niger*) angetroffen. Dagegen vermochten in Laboratoriumsversuchen den Aphiden (*Forda*-Arten) beigegebene Ameisen (*Lasius niger*) den Angriff erwachsener Trombidiiden erfolgreich abzuwehren.

Als eine der Ursachen für die verhältnismäßig große qualitative und quantitative Armut des Vertilgerkreises kann die unterirdische Lebensweise der Wurzelaphiden, die eine Reihe von Räubern und Parasiten am Auffinden des Wirts und am Zugang zum Wirt hindern dürfte, angenommen werden. Ferner muß der verhältnismäßig gering bleibende Umfang der Wurzellauskolonien berücksichtigt werden. Diese beiden Umstände werden auch von MODENHEIMER & SWIRSKI (1957) für die relativ geringe Bedeutung des Vertilgerkreises unterirdisch lebender Blattläuse verantwortlich gemacht.

D. Beziehungen zu Ameisen

1. Art der Beziehung und Abhängigkeitsgrad

Eine Übersicht über die mit den hier behandelten Wurzelaphiden zusammen betroffenen Ameisen gibt Tab. 12.

Die Aphiden, deren Verhältnis zu den Ameisen im einzelnen recht vielfältig und unterschiedlich ausgestaltet sein kann, lassen sich nach der Art der Bindung an Ameisen in 3 Gruppen einteilen. Für die Benennung der Gruppen wurden die von STAMMER und GREIM (GREIM, 1952) geschaffenen Bezeichnungen „formicobiont“, „formicophil“ und „formicoxen“ verwendet. Die Definition der Begriffe mußte infolge der bei den Aphiden vorliegenden besonderen Verhältnisse etwas abgeändert werden.

Formicobiont wird eine Art genannt, die nachweislich auf das Zusammenleben mit Ameisen angewiesen ist.

Formicophil sind Arten, die von Ameisen regelmäßig besucht werden, deren Überwinterung ganz oder teilweise in Ameisenbauten erfolgt, bei denen aber im Zuchtversuch keine vollständige Abhängigkeit von Ameisen nachgewiesen werden konnte.

Als formicoxen werden Arten bezeichnet, die von Ameisen nicht oder nur ausnahmsweise besucht werden. Sie treten in Ameisenhaufen nur unregelmäßig und dann nur als geduldete Mitbewohner auf.

2. Formicoxene Arten

Hierher werden *Colopha compressa*, *Kaltenbachella pallida*, *Thecabius affinis*, *Parathecabius stammeri*, *Parath. lysimachiae*, *Pemphigus bursarius*, die *P. bursarius*-ähnlichen Formen und *Aploneura lentisci* gerechnet.

Eine Aufnahme der ausgeschiedenen zuckerhaltigen Exkremente durch Ameisen erfolgt bei den aufgeführten Arten nicht oder nur ausnahmsweise. In Übereinstimmung mit dieser Tatsache steht die Erscheinung, daß bei den aufgezählten Arten kein Trophobioseorgan (= Analbeborstung, die den ausgeschiedenen Honigtau festzuhalten vermag) auftritt und daß alle Arten umfangreiche Wachausscheidungen (zum Schutz vor Benetzung und Verklebung) absondern.

Das gelegentlich beobachtete Zusammenwohnen mit Ameisen wird als fakultative Synoekie gedeutet. In den *Lasius*-Kuppelbauten treffen diese Arten günstigere kleinklimatische Verhältnisse an. Die Tiere befinden sich auch hier an Wurzeln. Transport durch Ameisen oder Aufenthalt in Aphidenkammern wurde nicht beobachtet.

Tabelle 12

Übersicht über die im Untersuchungsgebiet mit den behandelten Aphiden zusammen angetroffenen Ameisenarten

	<i>Lasius flavus</i> Deg.	<i>Lasius niger</i> L.	<i>Lasius alienus</i> Foerst.	<i>Lasius mixtus</i> Mayr	<i>Myrmica ruginodis</i> Nyl.	<i>Myrmica laevinodis</i> Nyl.	<i>Tetramorium caespitum</i> L.	<i>Solenopsis fugax</i> Latr.	<i>Formica rufa</i> L.	<i>Formica pratensis</i> For.	<i>Formica fusca</i> Latr.	<i>Formica sanguinea</i> Latr.	Art der Beziehung zu Ameisen
<i>Anoeciinae</i>													
<i>Paranoecia pskovica</i>	++	+											formicophil
<i>Neanocia zirnitzi</i>	++												"
<i>Anoecia corni</i>	+	++	+		±	+	±		±				"
<i>A. nemoralis</i>	++	+		±						±			"
<i>A. furcata</i>	+						+						"
<i>A. vagans</i>	±	+			±								"
<i>Tetraneurini</i>													
<i>Colopha compressa</i>	±												formicoxen
<i>Kaltenbachiella pallida</i>	±						±						"
<i>Tetraneura ulmi</i>	++	+	±	+		+	±	±	±		±		formicophil
<i>T. longisetosa</i>		±			±	±	±						"
<i>Pemphigini</i>													
<i>Thebacius affinis</i>													formicoxen
<i>Parathecabius stammeri</i>													"
<i>P. lysimachiae</i>													"
<i>Pemphigus bursarius</i>		±											"
<i>P. bursarius</i> -ähnliche Formen		±											"
<i>Fordinae</i>													
<i>Aploneura lentisci</i>													formicoxen
<i>Baizongia pistaciae</i>	++	±					±	±					formicophil
<i>Geocia utricularia</i>	++	±					±	±					"
<i>G. setulosa</i>	++				±		±						"
<i>Paracletus cimiciformis</i>							++						formicobiont
<i>Forda formicaria</i>	++	++	+	+	±			±	±		±	±	formicophil
<i>F. marginata</i>	++	+	±	±		±	+	±					"
<i>F. dactylidis</i>	±	±					+						"
<i>F. skorkini</i>	±						±						"
<i>Smynthuroides betae</i>	++												"

++ = zahlreiche Beobachtungen; + = gelegentliche Beobachtungen;
± = vereinzelte Beobachtungen.

Alle hier behandelten formicoxenen Arten vermögen anholozyklisch zu überwintern, bei manchen (*Parathecabius*, *Pemphigus bursarius*-ähnliche Formen) herrscht der Parazyklus vor. *Aploneura* ist im mitteleuropäischen Gebiet ausschließlich anholozyklisch.

3. Das Trophobioseverhältnis zwischen den untersuchten formicophilen Aphiden und Ameisen

Die Trophobiose ist ein zwischen 2 Tierarten bestehendes Partnerschaftsverhältnis, bei dem die eine Art der anderen Exkremente oder Ausscheidungen als Nahrung liefert und dafür von dieser beschützt, beherbergt oder auf andere Weise gefördert wird. Bei den untersuchten Aphidengruppen wurden Trophobiosebeziehungen nur unter den formicophilen Arten gefunden. Eine Übersicht über diese und ihre Trophobiosepartner gibt Tab. 12.

a. Die Bedeutung der Trophobiose mit Wurzelläusen für die unterirdisch lebenden Ameisenarten

Daß unterirdisch lebende Ameisenarten (vorwiegend die Gattungen *Lasius*, *Myrmica*, *Tetramorium*) Wurzelläuse aufsuchen, durch Betrillern mit den Antennen zur Honigtauabgabe veranlassen und die ausgeschiedenen zuckerhaltigen Exkremente einbringen, daß sie oft diese Aphiden in ihren Bauten in eigenen Kammern halten und die eingesammelten Aphideneier aufheben, dies ist schon seit den Untersuchungen von HUBER (1820, zit. nach JACKSON, 1883) bekannt. Einen zusammenfassenden Überblick über die Bedeutung der Trophobiose für die Ernährungsbiologie von *Formica rufa* L. gibt WELLENSTEIN (1952). Ganz allgemein wird die Trophobiosefrage von LIXON (1951) auf Grund einer sehr reichhaltigen Literaturauswahl diskutiert. Das Bestehen enger Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Aphiden wird von diesem Autor durch die Zusammenstellung eines umfangreichen Beobachtungsmaterials veranschaulicht.

Dagegen ist die Erörterung der Frage, bis zu welchem Umfang bestimmte Ameisenarten, etwa *Lasius flavus*, in ihrer Ernährung auf Wurzelläuse angewiesen sind, noch nicht abgeschlossen. Es wird mehrfach auf das scheinbare Mißverhältnis zwischen der Individuenzahl einzelner Ameisenkolonien und der Zahl der beherbergten Wurzelläuse hingewiesen. (Vgl. GOETSCH 1940]: In den Monaten Mai bis August an der Universität Breslau vorgenommene Auszählungen von *Lasius flavus*-Nestern ergaben jeweils 23 000 bis 47 000 erwachsene Ameisen und nur 5–54 Aphiden und Cocciden.)

Die eigenen Untersuchungen zeigten, daß bei Auszählungen dieser Art unbedingt die Jahreszeit berücksichtigt werden muß. Während des Frühjahrs, Sommers und Herbstes befindet sich die überwiegende Zahl der von den einzelnen Ameisenkolonien besuchten Wurzelläuse nicht im Ameisenbau selbst, sondern in dessen näherer oder weiterer Umgebung. Erst gegen Winteranfang werden die Läuse von den Ameisen in ihre Bauten eingeschleppt und dort gehalten (vgl. Teil III, S. 159). Da ein Teil der während des Sommers besuchten Wurzellauskolonien im Herbst zum Hauptwirt überwandert und ein weiterer Teil im Freien zurückbleibt, geben auch die während der Wintermonate in Ameisennestern gefundenen Aphiden noch kein vollständiges Bild der zur Zeit des sommerlichen Hauptnahrungsbedarfs den einzelnen Ameisenkolonien zur Verfügung stehenden Anzahl von Wurzellausindividuen. Als Anhaltspunkt sei hier mitgeteilt, daß bei eigenen Auszählungen in mittelgroßen *Lasius flavus*-Bauten teilweise 900 und mehr überwinterte Wurzelaphiden und Cocciden gefunden wurden! Wenn diese Zahl auch für eine erhebliche Bedeutung der formicophilen Wurzelläuse als Nahrungslieferanten gewisser Ameisenarten spricht, so darf

andererseits nicht unberücksichtigt bleiben, daß in anderen, zur gleichen Zeit untersuchten und derselben Art zugehörenden Nestern nur sehr geringe Bestände an Wurzelaphiden überwinterten.

Die in großer Zahl und zu allen Jahreszeiten zur Gewinnung von Aphidenmaterial unternommenen Durchsuchungen von *Lasius*-Bauten vermittelten den Eindruck, daß das Trophobioseverhältnis der einzelnen Kolonien großen Schwankungen unterliegt.

b. Die Bedeutung des Trophobioseverhältnisses für die untersuchten Aphidenarten

Umfangreiche, von HERZIG (1937) an *Aphis sambuci* und *Doralis fabae* mit *Lasius niger* und *L. fuliginosus* durchgeführte Versuche, deren Ergebnisse gut mit Literaturangaben (bei NIXON 1952) über andere Aphidenarten übereinstimmen, zeigten, daß von Ameisen besuchte Blattlauskolonien nicht nur eine größere Saugtätigkeit entfalten, sondern auch eine stärkere Vermehrungsfähigkeit besitzen. Bei den in der vorliegenden Arbeit behandelten Blattlausgruppen wurde diese Auswirkung des Ameisenbesuchs wegen der Beobachtungsschwierigkeiten nicht geprüft. Es darf aber angenommen werden, daß die bei Cocciden und Aphiden mehrfach (NIXON [1952] und neue Untersuchungsergebnisse von H. MÜLLER [1956]) festgestellte Steigerung des Nahrungsumsatzes und des Vermehrungspotentials durch regelmäßig erfolgenden Ameisenbesuch auch bei formicophilen Wurzelläusen vorliegt.

Eine weitere durch den Ameisenbesuch herbeigeführte Begünstigung liegt in dem Schutz vor einer Verklebung durch die ausgeschiedenen zuckerhaltigen Exkremente. Hierauf weisen zahlreiche Autoren hin, so neuerdings BODENHEIMER & SWIRSKI (1957). Da viele Autoren hierin eine für die besuchten Aphiden lebenswichtige Funktion sehen, soll betont werden, daß bei den behandelten formicophilen Aphiden Zuchten über zahlreiche Generationen hinweg in der Regel auch ohne Ameisenbetreuung gelangen, daß also die Entfernung des ausgeschiedenen Honigtaus durch Ameisen für die untersuchten Wurzelläuse offenbar keine unbedingte Notwendigkeit darstellt.

Bei den untersuchten formicoxen Aphiden (*Colopha*, *Kaltenbachiella*, *Pemphigini*, *Aploneura*) und bezeichnenderweise auch bei den den Ameisen nicht zugänglichen gallenbewohnenden Hauptwirtsstadien formicophiler Aphiden (*Tetraneura*, *Fordinen*) wird das Problem des Schutzes vor Verklebung mit Hilfe einer umfangreichen Wachsproduktion gelöst. Diese Wachsausscheidungen bilden bei frei im Boden lebenden Formen voluminöse, wasserabweisende Hüllen. Bei den gallenbewohnenden Formen wird dagegen die ausgeschiedene Flüssigkeit durch feinen Wachsstaub eingepudert und auf diese Weise die Aphidenpopulation vor Benetzung geschützt.

Nur sehr beschränkt war bei den beobachteten Arten der durch die Ameisen ausgeübte Schutz gegenüber Blattlausfeinden. Adulte Trombidiiiden konnten von *Lasius niger* erfolgreich abgewehrt werden. Gegen parasitische Hymenopteren vermochten die Ameisen ihre Trophobiosepartner aber nicht zu sichern. Wiederholt wurden inmitten von Ameisennestern durch *Aphidius*-Arten parasitierte Wurzelläuse gefunden (vgl. WICHMANN, 1955).

Eine bedeutende Rolle bei der Vergrößerung und Ausbreitung der Wurzellauskolonien kommt der von unterirdisch lebenden Ameisen ausgeübten Grabtätigkeit zu. Bei zahlreichen in Bodennähe oder subterrän lebenden Aphidenkolonien können von Ameisen (vor allem *Lasius*

ger) gebaute lange Tunnel und Galerien gefunden werden. Insbesondere war dies bei Lachniden und Aphididen der Fall. Vielfach konnte beobachtet werden, daß der von Aphiden besiedelte Wurzelhals oder die Wurzeln des Wirts teilweise freigelegt worden waren. Wichtig für die Bildung neuer Aphidenkolonien ist das unterirdische Gangsystem mancher *Lasius*-Arten. Es bietet, namentlich in schweren, bindigen Böden, den wanderlustigen Jungtieren der Aphiden eine verhältnismäßig große Bewegungsfreiheit (Literaturangaben über entsprechende Beobachtungen bei anderen Aphidengruppen bei NIXON 1952).

Sehr auffallend und schon seit langem bekannt ist die Begünstigung, die manche Ameisenarten, vorwiegend *Lasius flavus* und *niger*, bestimmten, mit ihnen in Trophobiose stehenden Wurzelläusen durch die zu Winterbeginn erfolgende Einschleppung und anschließende Haltung in ihren Nestern gewähren. Man trifft die dort überwinternden Aphiden entweder einzeln in den Gängen oder dicht geschart an der Decke eigener Kammern (= „Aphidenställe“). Manchmal befinden sich die überwinterten Aphiden in unmittelbarer Nähe der Brut. Wenn auch die Überwinterung in Ameisenbauten die betreffenden Aphidenarten nicht völlig vor Frosttemperaturen zu schützen vermag (vielfach wurden die Tiere noch im durchfrorenen Bodenbereich gefunden), so ist dennoch hier eine Sicherung vor übermäßiger Feuchtigkeit, Verpilzungsgefahr usw. gegeben. Während bei im Boden überwinterten Aphidenpopulationen gelegentlich Schädigungen festgestellt werden konnten, befanden sich die in Ameisenbauten lebenden Tiere in der Regel in sehr guter Verfassung.

In ganz entsprechender Weise stellen BODENHEIMER & SWIRSKI (1957) für den mediterranen Klimabereich (Israel) ein im Frühjahr und Sommer durch Ameisen (*Tapinoma terramorium*) erfolgenden Abtransport von subterranean Aphiden und Cocciden in tiefere Bodenschichten fest. Dieser Transport schützt die Läuse vor übermäßig hohen Temperaturen im oberen Bodenbereich.

Eine weitere Förderung lassen einige Ameisenarten, in erster Linie *Lasius flavus*, manchen Blattlausarten durch das Einsammeln und Stapeln der Winterer zu kommen. Diese werden in den Bauten in großen zusammenhängenden Haufen, die manchmal mehr als 1500 einzelne Eier enthalten, in besonderen Kammern abgelegt und gelegentlich umgetragen. Die Ameisen lassen ihnen die gleiche Fürsorge wie ihren eigenen Eiern angedeihen. Beim Öffnen eines Nestes im Freiland konnte immer wieder beobachtet werden, daß die Ameisen zunächst bemüht waren, die gestapelten Eimassen in Sicherheit zu bringen. In Formicarien gehaltene Ameisen schleppen bei jeder Verlegung des Nestes die Aphideneier mit. In Glastuben über Winter aufbewahrte Blattläuseier wurden von den beigegebenen Ameisen durch mehrfache Verlagerung vor eingedrungenen Feuchtigkeit geschützt.

In einigen Fällen konnte nachgewiesen werden, daß Ameisen (es handelt sich hier fast ausschließlich um *Lasius niger*) formicophile Aphiden zu bestimmten Wirtspflanzen hinschleppen und dort ansetzen. Gut gesicherte Beobachtungen liegen für *Aphis maidi-radici* Forbes vor, die in Nordamerika von *Lasius niger americanus* zu den Maispflanzen intransportiert wird (WEBSTER 1907, DAVIS 1917). EIDMANN (1927) berichtet, daß *Lasius niger* die Apfelblattlaus *Aphis mali* F. im Frühjahr zu den Zweigen eines Apfelbaumes hintrug. Einen entsprechenden Transport

zu neuen Wirtspflanzen stellte CUTRIGHT (1925) bei der Wurzelläus *Prociphilus erigeronensis* Thomas fest.

Eigene Beobachtungen ergaben, daß gelegentlich *Lasius niger* die Tannenwurzelläus *Prociphilus* sp. durch lange Erdgalerien hin zu den Wurzeln noch unbefallener Jungtannen zu transportieren vermag! Jedoch werden alle diese Erscheinungen nur verhältnismäßig selten angetroffen. Bei den in der vorliegenden Arbeit behandelten Gruppen konnte in keinem Fall ein Transport zum Wirt hin nachgewiesen werden. Zur Prüfung dieser Frage wurden eine Reihe von Formicarversuchen durchgeführt. Dabei wurde eine Versuchsanordnung, die in ähnlicher Weise auch LUBBOCK (zit. nach BUCKTON 1883) verwendete, benutzt. Kleinen, in LUBBOCKschen Gipsnestern gehaltenen *Lasius flavus*-Kolonien wurden in Reagenzgläsern, die mit dem Hauptnest in Verbindung standen, verschiedene Wirtspflanzen vorgesetzt. Die aus den beigegebenen Aphideneiern geschlüpften Jungläuse suchten ihre Wirte in der Regel selbst auf. Gelegentlich wurden sie, wenn die Wurzelballen der vorgelegten Pflanzen noch feucht waren, von den Ameisen zusammen mit der eigenen Brut zu den Pflanzen geschleppt. Sobald den Ameisen aber in einem anderen Reagenzglas feucht und schattig gehaltene Erde geboten wurde, zogen diese mitsamt den Jungläusen von den Wirtspflanzen weg und suchten den neuen Platz auf. In allen durchgeführten Versuchen mußte das Verhalten der Ameisen als Folge eines von den Aphideneiern und den Aphiden selbst ausgelösten Brutpflegeinstinktes gedeutet werden. Es wurde der für die ökologischen Ansprüche der betreffenden Ameisenpopulation jeweils günstigste zugängliche Platz im Käfig ausgesucht. (Möglicherweise beruht der von LUBBOCK 1880 bei Versuchen mit einem Kunstnest beobachtete Transport frischgeschlüpfter Läuse zu bestimmten Pflanzen auch auf dem Aufsuchen eines den Ameisen zusagenderen Platzes.)

Während *Neanoecia*-Eier von *Lasius flavus* mit großem Eifer gepflegt und bewacht wurden, kümmerten sich die Ameisen um die geschlüpften Fundatrices nur wenig. Die Junglarven, die wesentlich beweglicher sind als die Altläuse, begannen sofort nach dem Schlüpfen emsig umherzulaufen. Es besteht kein Zweifel darüber, daß sie ihre Wirtspflanzen selbst aufsuchen. Die gleichen Schlußfolgerungen legten die durchgeführten Käfigversuche für das Verhalten der Junglarven überwinternder *Fordinae* nahe.

c. Die Bindung zwischen einzelnen Trophobiosepartnern

Die Frage, bis zu welchem Grad die behandelten formicophilen Aphidenarten auf die Betreuung durch Ameisen angewiesen sind, kann im Zuchtversuch kaum gelöst werden, da zu diesem Zweck der Massenwechsel über lange Zeiträume hin verfolgt werden müßte. Wichtig wäre es vor allem, das Verhalten der betreffenden Arten während ungünstiger klimatischer Verhältnisse (extrem lange Winter, tiefe Temperaturen, Überschwemmungen usw.) zu prüfen. Fast alle bearbeiteten formicophilen Wurzelläuse wurden im Labor über mehrere Generationen hin ohne Ameisen gezüchtet. Die Tiere gediehen hierbei auch ohne ihre Trophobiosepartner. Somit konnte bei diesen Arten eine vollständige und unmittelbare Abhängigkeit von der Pflege durch Ameisen experimentell nicht nachgewiesen werden. Mehr Gewicht muß aber der Tatsache beigelegt werden, daß im Frei-

and in allen besiedelten Biotopen und Höhenstufen die stark formicophilen Arten zusammen mit Ameisen und in deren Bauten überwintert gefunden wurden.

Die in Tab. 12 erkennbare Bevorzugung bestimmter Aphidenarten durch bestimmte Ameisen ist in erster Linie durch die Biotopwahl der betreffenden Formen bedingt. Es ist indessen sehr wahrscheinlich, daß, so wie bei der formicobionten Art *Paracletus cimiciformis* (im Beobachtungsgebiet ausschließlich bei *Tetramorium caespitum*), auch bei manchen formicophilen Wurzelaphiden zu bestimmten Ameisenarten die Beziehungen enger gestaltet sind als zu anderen. Als Beispiel mögen hier *Anoecia corni* und *Anoecia nemoralis*, die etwa die gleichen Biotope bewohnen, dienen. Bei *A. corni* überwiegt der Besuch durch *Lasius niger*, während *A. nemoralis* von *Lasius flavus* bevorzugt wird.

Auf die Tatsache, daß die Wechselbeziehungen zwischen aphidicolon Ameisen und formicophilen Aphiden nicht nur durch die Biotopwahl der Trophobiosepartner bestimmt werden, sondern daß gelegentlich spezifische Bevorzugungen oder Bindungen, die in der Regel wenig beachtet und in ihrem ursächlichen Zusammenhang nicht abgeklärt sind, bestehen, weisen auch BODENHEIMER und SWIRSKI (1957) hin. Die Autoren fanden *Geoica utricularia* in Israel ausschließlich in Nestern von *Tetramorium*, während eine andere Art nicht mit dieser, sondern mit anderen Ameisenarten vergesellschaftet war (Vgl. auch EASTOP, 1953.)

Im Tief- und Mittelland wurden die behandelten Wurzellausarten nur ausnahmsweise von Ameisen aus der Gattung *Formica* besucht. Ein Aufenthalt in *Formica*-Nestern wurde bei den eigenen Nachsuchungen hier nie festgestellt. Ganz anders liegen die Verhältnisse im Hochgebirge, in 1500 bis 2200 m Meereshöhe, wo die normalerweise die formicophilen Aphiden besuchenden und betreuenden *Lasius*-Arten nicht mehr vorkommen. Die beiden in dieser Höhenlage noch gefundenen formicophilen Arten *Tetranoeura ulmi* und *Forda formicaria* wurden hier nicht nur regelmäßig von *Formica rufa* und *F. fusca** besucht, sondern überwinterten auch in deren Nestern. Diese Erscheinung darf sicherlich nicht als Folge eines Konkurrenzverhältnisses zwischen verschiedenen blattlausbesuchenden Ameisenarten gewertet werden. Ihre Ursache liegt lediglich in einem abweichenden Verhalten der alpinen *Formica*-Populationen und in einer infolge der klimatischen Bedingungen abgeänderten trophobiotischen Bindung der betreffenden Aphidenpopulationen.

d. Mit dem Trophobioseverhältnis verbundene Anpassungs- und Begleiterscheinungen

Das stammesgeschichtlich zweifellos alte⁴ Partnerschaftsverhältnis zwischen Ameisen und formicophilen Aphiden weist eine Reihe von morphologischen, bionomischen und verhaltensmäßigen Begleiterscheinungen auf. Die Frage, ob diese einzelnen Erscheinungen eine Ursache oder eine Folge des Trophobioseverhältnisses sind, soll hier nicht gestellt werden. Es wird lediglich eine Übersicht über die bei den Trophobiosepartnern auftretenden morphologischen und biologischen Eigenheiten gegeben.

Dem bekannten Ameisenspezialisten Herrn Dr. KUTTER (Flawil, Schweiz) verdanke ich den Hinweis, daß die von mir erwähnte alpine *Formica fusca* möglicherweise mit der sehr ähnlichen und in der Schweiz faktisch nur alpin und hochalpin auftretenden *F. lemani* Bondr. identisch ist.

BUCKTON (1883) erwähnt Bernsteinfunde aus dem Tertiär, die bereits eine Beziehung zwischen Aphiden und Ameisen erkennen lassen.

Eine Untersuchung, in welchem Maß die durch die Pflege der Wurzelaphiden mitermöglichte rein unterirdische Lebensweise manche Ameisenarten (z. B. *Lasius flavus*) morphologisch beeinflusst hat (Reduktion der Fazettenaugen usw.), war im Rahmen dieser Arbeit nicht vorgesehen. Verhaltensmäßige Anpassungen der Ameisen an die Trophobie dürften in dem planmäßig erfolgenden Aufsuchen der Kolonien, im „Betrillern“ der Läuse, das diese zur Abgabe von Honigtau veranlaßt, im Transport der Aphiden und ihrer Eier, in der Haltung der Läuse in eigenen Kammern und in der Eideponierung gesehen werden. Der Transport, die Betreuung im eigenen Bau und der Versuch, die Läuse und deren Eier bei einer Gefährdung in Sicherheit zu bringen, werden als durch den Brutpflegeinstinkt ausgelöste Handlungen betrachtet. Eine weitere, hier zu berücksichtigende Erscheinung liegt darin, daß bestimmte Ameisen, vor allem *Lasius flavus*, geflügelten Wurzelläusen gelegentlich die Flügel kurz über der Wurzel abbeißen. Dieses bisher nur bei Traminen und *Anoecia*-Arten beobachtete Verhalten konnte im Laborversuch nicht herbeigeführt werden. MORDVILKO (1907) deutet es als einen Versuch, besser an die ausgeschiedenen zuckerhaltigen Exkremente gelangen zu können. Im Beobachtungsgebiet wurde dieses Flügelabbeißen immer nur bei virginoparen Wurzelläusen festgestellt. Die von MORDVILKO (1935) ausgesprochene Vermutung, daß dieses Verhalten der Ameisen die Entwicklung der Parazyklen begünstige, kann somit durch die eigenen Beobachtungen nicht gestützt werden.

Die auffallendste morphologische Anpassung der formicophilen Läuse an die Trophobie ist der Besitz bestimmter Borsten der Analgegend, die den ausgeschiedenen Honigtau in Tropfenform festzuhalten und den Ameisen auf diese Weise zugänglich zu machen vermögen. Diese Beborstung wird in der vorliegenden Arbeit als „Trophobieorgan“ bezeichnet. In der Literatur wird sie 1907 von MORDVILKO, später von anderen Autoren (vgl. NIXON 1952) erwähnt, ausführlicher untersucht wurde diese Bildung von SCHMIDT (1952). Ein Trophobieorgan wurde bei den formicophilen Arten aller hier untersuchten Wurzellausgruppen gefunden. Es kann im einzelnen sehr unterschiedlich ausgebildet sein (vgl. die Beschreibungen im systematischen Teil). Von der restlichen Körperbeborstung unterscheidet sich der das Trophobieorgan bildende Haarkranz durch eine verhältnismäßig konstante Borstenanordnung. Dem bei manchen Arten vorkommenden jahreszeitlichen Längen- und Gestaltwandel der Körperbeborstung unterliegen die Borsten des Trophobieorgans nicht oder nur in sehr geringem Umfang. Bemerkenswert ist das Fehlen oder Vorkommen eines Trophobieorgans bei den untersuchten Gruppen. Die *Anoeciinae*, deren sämtliche Arten formicophil sind, besitzen durchweg eine dichte und lange Perianalbeborstung. Unter den *Tetraneurini* fehlt den formicoxenen Arten *Colopha compressa* und *Kaltenbachiella pallida* ein Trophobieorgan vollständig, während die nahe verwandten formicophilen *Tetraneura*-Arten ein solches in Gestalt der langen, gegen die Analöffnung hin gebogenen und im Halbkreis angeordneten Subanalborsten besitzen. Die Pemphiginen weisen, ihrer formicoxenen Lebensweise entsprechend, keine perianalen Borsten, die den Honigtau festhalten könnten, auf. Bei den *Fordinae* fehlen diese der formicoxenen Art *Aploneura lentisci* und der formicobionten Art *Paracletus cimiciformis*. Bei allen übrigen Vertretern ist ein Trophobieorgan entweder in Gestalt einer

nichten und langen Perianalbeborstung oder als subanale Borstenreihe ausgebildet. Alle diese Arten sind formicophil.

Eine weitere morphologische Anpassung an die Trophobie darf darin gesehen werden, daß die betreffenden Wurzelaphiden meist nur wenig oder gar kein Wachs scheiden (MORDVILKO 1907 usw.). Allerdings gibt es hier Ausnahmen. Es sei etwa auf die Tannenwurzelläuse (*Prociphilus* spec.) hingewiesen. Innerhalb der behandelten Gruppen nimmt die formicophile, aber dennoch umfangreiche Wachsabscheidungen absondernde *Baizongia pistaciae* eine Sonderstellung ein.

Zahlreich sind die in Übereinstimmung mit der formicophilen Lebensweise stehenden Verhaltensformen bei Aphiden. Hierher zu rechnen ist das Unterlassen von Fluchtreaktionen gegenüber Ameisen, die Abgabe von Honigtau auf bestimmte Reize hin, die Duldung des Transports durch Ameisen, der Überwinterungsaufenthalt in den Aphidenställen der Ameisenbauten usw. Auch auf das bei manchen Lachniden, Traminen und *Paracletus* zu beobachtende „Winken“ mit den Hinterbeinen soll in diesem Zusammenhang hingewiesen werden.

Bemerkenswert erscheint schließlich der bei den untersuchten Gruppen feststellbare Zusammenhang zwischen dem Ausbildungsgrad der Anholozyklie und der Formicophilie (Tab. 13). Als Maß für den von den einzelnen Aphidenarten entwickelten Grad der Anholozyklie dient dabei der Prozentsatz der nicht zum Hauptwirt zurückwandernden Populationen (umgerechnet auf ein Beobachtungsjahr). Die Intensität der Formicophilie wird durch den Prozentsatz der mit Ameisen zusammen angetroffenen Blattlauspopulationen ausgedrückt⁵. Berücksichtigt werden nur Arten, die häufiger zur Beobachtung gelangten.

Die Tabelle 13 zeigt folgendes: Bei den holozyklischen Arten *Anoecia corni* und *A. vagans* wurden 10% bzw. 45% der Populationen zusammen mit Ameisen beobachtet. Die Formicophilie dieser Arten ist nur schwach ausgeprägt.

Bei den vorwiegend, aber nicht völlig anholozyklischen Arten *Anoecia nemoralis* und *Tetraneura ulmi* beträgt der Anteil der mit Ameisen beobachteten Populationen 50% bzw. 60%. Die Überwinterung erfolgt sowohl frei im Boden als auch im Ameisenhaufen. Die Formicophilie ist stärker entwickelt als bei den im Herbst vollständig zum Hauptwirt abwandernden Arten.

Die im Beobachtungsgebiet völlig parazyklischen *Fordinae* sowie die nur noch unterirdisch lebenden Anoeciinen *Paranoecia pskovica* und *Neanoecia zirmitsi* zeigen, soweit sie überhaupt Trophobiebeziehungen mit Ameisen unterhalten, eine sehr stark ausgeprägte Formicophilie. 70–95% der Kolonien wurden mit Ameisen zusammen angetroffen. Gleichzeitig erfolgte die Überwinterung hier immer in Ameisenhaufen.

4. Die formicobionte Art *Paracletus cimiciformis*

Paracletus cimiciformis ist die einzige der untersuchten Aphidenarten, die im Zuchtversuch eine vollständige Abhängigkeit von Ameisen (*Tetramorium*

Der durch den Anteil der zusammen mit Ameisen gefundenen Aphidenpopulationen ausgedrückte Grad der Formicophilie ist nicht nur durch die Zahl der in Ameisenbauten überwinternden Wurzellausfunde, sondern gleichzeitig durch den verschiedenen Besuch während der warmen Jahreszeit bedingt.

Tabelle 13

Ausbildungsgrad von Formicophilie und Anholozyklie

Aphidenarten	Überwinterung frei im Boden		in Ameisen- bauten		Formicophilie (= % der mit Ameisen angetroffenen Populationen)	Anholozyklie (= % der jährlich nicht abwandernden Populationen)
<i>Aploneura lentisci</i>	+	—			0 % (formicoxen)	100 % anholozykl.
<i>Pemphigus bursarius</i>	+	—			5 % „	ca. 50 % „
<i>Anoecia vagans</i>	—	—			10 % (formicophil)	keine Anholozykl.
<i>A. corni</i>	—	—			45 % „	„ „ „
<i>A. nemoralis</i>	+	+			60 % „	ca. 80 % anholozykl.
<i>Tetraneura ulmi</i>	+	+			50 % „	„ 80 % „
<i>Forda marginata</i>	—	+			70 % „	100 % „
<i>F. formicaria</i>	—	+			80 % „	100 % „
<i>Smynturoides betae</i>	—	+			85 % „	100 % „
<i>Baizongia pistaciae</i>	—	+			85 % „	100 % „
<i>Geocia utricularia</i>	—	+			80 % „	100 % „
<i>G. setulosa</i>	—	+			90 % „	100 % „
<i>Paranoecia pskovica</i>	+	(Ei)	—		85 % (formicophil)	100 % im Boden
<i>Neanoecia zirnitzi</i>	—		+	(Ei)	95 % „	100 % „ „
<i>Paracletus cimicif.</i>	—		+		95 % (formicobiont)	100 % anholozykl.

caespitum) zeigte. Sie konnte über längere Zeit hin nur mit dieser Ameise gehalten werden. Die eigenen Beobachtungen bestätigen vollständig die Untersuchungsergebnisse von ADLERZ (1913), SCHOUTEDEN (1902 b), SCHUMACHER (1923), MORDVILKO (1935), SCHMIDT (1952) und weiteren Autoren, die *Paracletus cimiciformis* für eine gänzlich auf die Betreuung durch Ameisen angewiesene Aphidenart halten. Daß gelegentlich vereinzelt Tiere auch ohne Ameisen gefunden werden, spricht nicht gegen die formicobionte Lebensweise der Art, da es sich hier um die Nachkommenschaft geflügelter Tiere handeln kann, die sich zunächst vorübergehend an einer Wirtspflanze festgesetzt hat.

SCHMIDT (1952) weist darauf hin, daß *Paracletus* keinen perianalen Haarkranz besitzt. Er vermutet, daß diese Wurzellaus den Wirtsameisen keinen Honigtau, sondern lediglich durch die Cuticula abgeschiedene Exudate liefert. Den stark entwickelten Seitenwulst mancher adulten Läuse vergleicht er mit den physogastrischen Bildungen anderer Ameisengäste. Er kommt zu der Schlussfolgerung, daß bei *Paracletus* ein Fall von Sozialparasitismus vorliege.

Die eigenen Zuchtversuche zeigten, daß dem nur gelegentlich ausgeschiedenen Honigtau lediglich eine untergeordnete Rolle als Ameisennahrung zukommt, daß *Paracletus* von den Ameisen nicht in der üblichen Weise „betrillert“, sondern „abgeleckt“ wird, daß die Ameisen, wie das schon ADLERZ (1913) beobachtet hatte, gelegentlich die Rüsselspitze der Läuse zwischen die Mandibeln nehmen und daß *Paracletus* mit seinem Rüssel im Gegensatz zu allen anderen bisher hierauf untersuchten Aphiden Flüssigkeiten unmittelbar aufnehmen kann.

Damit steht der eigene Befund in guter Übereinstimmung mit den Ergebnissen von ADLERZ, SCHMIDT und anderen Autoren. Wenn auch eine eingehende weitere Untersuchung dieser sehr interessanten und in vielen Punkten

von den Arten der benachbarten Gruppen völlig abweichenden Wurzellaus erforderlich bleibt, so darf doch auf Grund der bisher vorliegenden Untersuchungsergebnisse gefolgert werden, daß *Paracletus cimiciformis* eine an die Ameisenart *Tetramorium caespitum*⁶ sozial-parasitisch gebundene Form darstellt, die ihren Wirtsameisen nur noch in sehr geringem Maß Honigtau, über dafür offenbar als Reizmittel dienende Exudate zur Verfügung stellt (SCHMIDT 1952) und unter gewissen Umständen von der Wirtsameise gegüttert werden kann (ADLERZ 1913).

E. Wirtschaftliche Bedeutung

Die folgenden Erörterungen benützen neben den eigenen Untersuchungsergebnissen und zusätzlichen Beobachtungen (1955–1957) auch Mitteilungen, die auf eine Umfrage bei schweizerischen, deutschen und österreichischen Pflanzenschutzanstalten⁷ hin erhalten wurden. Der in diesem Abschnitt angestrebte Überblick erforderte ferner die Durchsicht einer umfangreichen Literatur. Da sich im deutschsprachigen Schrifttum nur verhältnismäßig wenige Angaben über die wirtschaftliche Bedeutung der *Anoeciinae*, *Tetraneurini*, *Pemphigini* und *Fordinae* finden, sind die wichtigeren Literaturstellen, die auf Schadaufreten hinweisen, kurz zusammengestellt worden. Veröffentlichungen der Pflanzenschutzliteratur, die lediglich Schadvorkommen erwähnen, ohne die betreffenden Aphiden näher zu behandeln, wurden aus Gründen der Platzersparnis nicht in das Literaturverzeichnis aufgenommen. Es werden hier lediglich im Text Band- und Seitenzahl des betreffenden Referats in der „Review of Applied Entomology“ (abgekürzt = RAE) angegeben.

1. Schadaufreten an Grünland- und Futtergräsern

Im Schrifttum wird vereinzelt auf merkbare Beeinträchtigung von Wildgräsern hingewiesen. MÜHLE (1953): Absterben von *Lolium* infolge *Tetraneura ulmi*-Befalls; Schädigung von *Poa pratensis*, *Arrhenatherum elatius* und *Festuca rubra* durch *Forda*-Arten. BÖRNER & HEINZE (1957): Verdorren von *Agrostis* bei Massenbefall durch *Anoecia*. Beide Beobachtungen aus Mitteleuropa. GILLETTE (1918): Schwere Schäden an Wildgräsern durch *Forda olivacea* Roh. in den westlichen USA.

Bei den eigenen Untersuchungen wurde regelmäßig an folgenden Wildgräsern hoher und häufiger Befall festgestellt: *Agrostis tenuis*, *A. alba* (*Anoecia corni*), *Dactylis glomerata* (*Anoecia corni*, *Forda*-Arten), *Poa pratensis* (*Anoecia nemoralis*, *Forda formicaria*, *F. marginata*), *Agropyrum repens* (*Anoecia vagans*, *Tetraneura ulmi*), *Nardus stricta* und *Lolium perenne* (*Tetraneura ulmi*). Sichtbare Schädigungen, die eindeutig auf

⁶ Beobachtungen aus den Nestern anderer Ameisenarten liegen für Mitteleuropa nur ganz vereinzelt vor.

⁷ Auch an dieser Stelle möchte ich den Herren Dr. W. VOGEL und Dr. TH. WILDBOLZ (Eidgenössische Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau, Wädenswil [Zürich]), Dr. E. HORBER und Dr. W. MEIER (Eidgenössische Landwirtschaftliche Versuchsanstalt, Zürich-Oerlikon), Dr. H. BRANDT (Bayrische Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz [München]) und Dir. Dr. F. BERAN, Dr. O. BÖHM und Dr. W. FABER (Bundesanstalt für Pflanzenschutz [Wien]) für die Auskünfte, die sie mir auf Grund ihrer langjährigen Erfahrungen in der Pflanzenschutzpraxis freundlicherweise gaben, bestens danken.

den Wurzellausbefall hätten zurückgeführt werden können, wurden nicht beobachtet und waren auch den oben angeführten Pflanzenschutzinstituten nicht bekannt geworden. Ein Schadaufreten von Wurzelläusen an Wildgräsern scheint folglich unter mitteleuropäischen Bedingungen nur in Ausnahmefällen vorzukommen. Bei der Beurteilung der Bedeutung des Wurzellausbefalls an Wildgräsern muß weiterhin noch berücksichtigt werden, daß sich dieser Befall in der Regel weniger gegen die in geschlossenem Verband wachsenden Futtergräser als gegen vereinzelt wachsende und daher besser zugängliche Unkrautgräser wie *Agropyrum*, *Hordeum murinum*, *Poa annua*, *Setaria viridis*, *Agrostis tenuis* usw. richtet.

2. Schadaufreten an Getreide und Zuckerrohr

a. Getreide

Zwar konnten im Untersuchungsgebiet *Anoecia*- und *Tetraneura*-Arten und verschiedene Fördinen regelmäßig vereinzelt an Getreidearten angetroffen werden, aber praktisch wurde keine Schädigung des befallenen Getreides gefunden. Diese Feststellung stimmt mit den Beobachtungen der befragten Pflanzenschutzinstitute und den Aussagen einiger Autoren (BALACHOWSKY & MESNIL, 1935, etc.) überein, sie gilt jedoch nur für mitteleuropäische Klima- und Anbaubedingungen.

Aus den südlichen Teilen des europäischen Rußlands und aus Bulgarien liegen zahlreiche Berichte über Schadaufreten vor: SHTCHEGOLEV I. M., 1913, (RAE 1–357): Schwere Schädigung des Weizens durch *Forda* (*Pentaphis*) sp. auf der Krim; KURDJUMOV N. G. Y., 1913, (RAE 2–171): Schadaufreten von *Anoecia*, *Tetraneura*, *Forda*-Arten und *Paracletus cimiciformis* an Getreide in der Ukraine; weitere Meldungen über Wurzellauschäden aus Bessarabien und dem Gebiet von Woronesh. Aus Bulgarien wird wiederholt *Tetraneura ulmi* als einer der wichtigsten Maisschädlinge festgestellt (DRENSKI P., 1930, [RAE 23–490]) etc. Aus Italien meldet MALENOTTI (1924) sehr schwere Schäden an Weizen durch *Forda trivialis* Pass., während MARTELLI (1950) *Tetraneura ulmi* unter die wichtigeren Schadinsekten an Mais zählt. In Frankreich wurde häufig Wurzellausbefall an Getreide festgestellt (MARCHEL P. & FOEX E., 1921, [RAE 10–265] etc.), jedoch scheinen eigentliche Schadaufreten verhältnismäßig selten zu sein (Anonymer Pflanzenschutzjahresbericht für 1925, [RAE 14–379]: Erhebliche Schäden durch *Forda*, *Paracletus*- und *Anoecia*-Arten an Getreide im Loiretal). THEOBALD (1929) berichtet über ein vereinzelt Schadvorkommen von *Anoecia* sp. an Weizen in England.

Außereuropäische Befallsmeldungen betreffen unter anderem: *Geocica pseudosetulosa* Theob. an jungen Maispflanzen in Somaliland (CHIARAMONTI, A., 1933 [RAE 22–11]); *Tetraneura ulmi* und *Forda* sp. an *Sorghum*, *Panicum* und *Setaria*-Arten in Indien (GEORGE, C. J., 1925 [RAE 14–139]) und *Tetraneura ulmi* an *Panicum* in Australien (ZECK, E. H., 1933 [RAE 23–91]).

Tetraneura-Arten (*Tetraneura* ? *ulmi*) und gelegentlich *Anoecia* sp. werden für Japan (SUENAGA, H., 1937 [RAE 25–745]), die Philippinen (OTANES, F. Q. & SISON, P. L., 1941 [RAE 30–384]) und Niederländisch Indien (VAN HALL, C. J. J., 1920 [RAE 8–329]) als Reisschädlinge angeführt, jedoch ist ihre wirtschaftliche Bedeutung verhältnismäßig gering.

Aus Nordamerika meldet GILLETTE (1918) schwere Schäden an Getreide durch *Forda olivacea* Roh. (Colorado-Gebiet) und TROOP, J., 1918 (RAE 8–22) berichtet über beträcht-

Schäden an Gerste und Roggen durch eine *Geoica*-Art (Indiana). TWINN, C. R., 1935 (RAE 24–152) stellt in Kanada (Alberta) *Forda occidentalis* Hart. an Weizenwurzeln fest.

b. Zuckerrohr

Zahlreiche Autoren erwähnen für Mittel- und Ostasien (Indien, Burma, Indonesien, Philippinen, Formosa) Befall von *Tetraneura*-, *Geoica*- und *Anoecia*-Arten an Zuckerrohr. War berichtet TAKAHASHI, R., 1927 (RAE 15–174) von schweren Schäden durch *Tetraneura*-Befall auf Formosa, jedoch scheint im allgemeinen die wirtschaftliche Bedeutung der betreffenden Aphiden als Zuckerrohrschädlinge verhältnismäßig gering zu sein. Die systematische Stellung der betreffenden *Tetraneura*-Arten (es werden *T. ulmi*, *T. javensis* VAN G., *T. hirsuta* Baker und *T. ulmi yezoensis* Mats. erwähnt) erscheint noch nicht abgeklärt. SUENAGA (1937) hält *T. ulmi yezoensis* und *T. hirsuta* mit *T. ulmi* für synonym, während MORDVILKO (1923) an die Identität von *T. javensis* und *T. ulmi yezoensis* glaubt. Die von TAKAHASHI, R., 1933 (RAE 22–312) für Formosa angegebene, rein anholozykische *Anoecia* „corni“ bedarf ebenfalls weiterer Klärung. Als gute Art darf dagegen *Geoica lucifuga* Zehntner, die auf Formosa und Java das Zuckerrohr befällt (MORDVILKO, 1928 c), aufgefaßt werden.

3. Schadauftreten im Gemüse- und Hackfruchtbau und an Baumwolle

Pemphigus bursarius („Salatwurzellaus“) findet sich sehr oft an den Wurzeln verschiedener Kultursorten des Salats (Kopfsalat, Endivie usw.). Bei Massenbefall kann es – namentlich in Gärtnereien – zu merkbaren Schädigungen der Salatpflanzen kommen. Diese bleiben im Wachstum deutlich zurück, manchmal entstehen sogar größere Ernteausfälle (MILLS & B., 1941, [RAE 29–537], Dir. Dr. F. Beran [Wien], briefliche Mitteilung). Andererseits muß aber betont werden, daß vielfach – so etwa im eigenen Untersuchungsgebiet – keine sichtbaren Schäden verursacht wurden und die starke Verlauserung der betreffenden Salatpflanzen erst nach dem Herausnehmen bemerkt werden konnte. Nach brieflicher Auskunft von Dir. Dr. F. Beran tritt *P. bursarius* im östlichen Österreich besonders stark schädlich in den Salatkulturen solcher Gärtnereien auf, die in der Nähe pappelreicher Gebiete liegen. Die größte Schädigung scheint die Wurzellaus dabei vor allem in Zeiten stärkerer Trockenheit und Hitze (Frühsommer) zu erreichen.

Im eigenen Beobachtungsgebiet war dagegen der durch anholozyklisch überwinternde Exules hervorgerufene Frühjahrsbefall erheblicher als der hauptsächlich durch überfliegende Emigranten bewirkte Sommer- und Herbstbefall. Für die Ostschweiz liegen ähnliche Feststellungen durch MÜLLER-THURGAU H., OSTERWALDER A. & SCHNEIDER-ORELLI O., 1917, (RAE 6–367) vor.

Kennzeichnend für die Salatwurzellaus scheint ein verhältnismäßig rasches Auftreten und ein meist ebenso plötzlich erfolgendes Erlöschen des Befalls zu sein.

Über chemische Bekämpfungsmöglichkeiten liegen noch nicht genügend Untersuchungen vor. Bei Anwendung gelöster Insektizide muß beachtet werden, daß die Läuse durch ihre umfangreichen Wachausscheidungen weitgehend vor Benetzungen geschützt sind. Es erscheint empfehlenswert, den flüssigen Insektiziden eine wachslösende Komponente beizufügen (ANLEY G., 1937, [RAE 25–493]). Gute Bekämpfungserfolge konnten in den Vereinigten Staaten durch Bewässerung der Salatfelder erzielt werden (MILLS, 1941).

Schadaufreten der Salatwurzellaus werden aus vielen Teilen Europas und Nordamerikas gemeldet: Österreich: Beobachtungen von Dir. Dr. F. Beran (brieflich) usw.; Süddeutschland: Beobachtungen von Dr. Brandt (briefliche Mitteilung) und eigene Funde; Ostschweiz: Beobachtungen von MÜLLER-THURGAU, OSTERWALDER & SCHNEIDER-ORELLI (1917), von Dr. Vogel und Dr. Wildbolz (mündliche Mitteilung) usw.; Rumänien: Angaben von KNECHTEL W. & MANOLACHE C., 1940, (RAE 31–227); England: Anonymer Pflanzenschutzbericht 1918 (RAE 6–508), zahlreiche Angaben von THEOBALD (1925) etc.; Nordamerika: Angaben von MILLS (1941) etc.

Wesentlich größer ist die wirtschaftliche Bedeutung der Rübenwurzel-läuse, namentlich der amerikanischen „sugar-beet root aphid“, *Pemphigus betae* Doane. Diese Pemphigine besiedelt in den fundatrigenen Generationen Pappelarten (*Populus balsamifera*, *P. angustifolia*, Migrationstest durch MAXON, 1916), als Nebenwirte werden verschiedene Kultursorten von *Beta vulgaris* (Mangold, Zuckerrübe etc.), *Chenopodium*-Arten, Salat (LANGE, 1944) und *Rumex* genannt. Die Nebenwirtsverhältnisse sind noch nicht endgültig geklärt, LANGE (1939) vermutet eine biologische Formenaufspaltung. Neben holozyklischem Wirtswechsel ist auch eine anholozyklische Überwinterung möglich.

Schadaufreten der Zuckerrübenwurzellaus werden in den offiziellen jährlichen Pflanzenschutzberichten der Vereinigten Staaten und Kanadas häufig erwähnt, die Pemphigine wird zu den wichtigsten Schadinsekten des Zuckerrübenbaus in Nordamerika gerechnet. (PARKER J. R., 1914, [RAE 2–251], COOLEY R. A., 1914, [RAE 2–536], TWINN C. R., 1944, [RAE 33–144] etc.). Sie kann Ernteausfälle bis zu 40 % und mehr verursachen und den Zuckergehalt der befallenen Rüben um 1 % senken.

Ökologische Untersuchungen von PARKER (1915) und MAXSON, A. C., 1918 (RAE 6–310) ergaben, daß die Nähe des Hauptwirts (*Populus*), die örtlichen Windverhältnisse und vor allem der Grad der Bodenfeuchtigkeit die Populationsdichte der Laus beeinflussen. Eine ausgiebige Bewässerung der Rübenfelder vermag nicht nur die vorhandene Lauspopulation niedrig zu halten, sondern erschwert auch die Neuzuwanderung vom Hauptwirt her, dieses Verfahren erwies sich als wirkungsvolle ökologische Bekämpfungsmethode (COOLEY, R. A., 1918 [RAE 7–140] etc.). Mit chemischen Mitteln wurden keine zufriedenstellenden Wirkungen erzielt (LANGE, 1944).

BOERNER (1952) und später SEDLAG (1953) stellten in Mitteldeutschland an Futterrüben (*Beta*) Massenbefall durch eine Wurzellaus fest, die BOERNER mit dem von KOCH von *Chenopodium* beschriebenen *Pemphigus fuscicornis* für identisch hält. Die Populationen bildeten im Herbst sexupare Geflügelte aus, ein Teil der Tiere vermochte aber anscheinend auch anholozyklisch zu überwintern. Ein weiteres Studium dieser Form wäre sehr erwünscht.

Nach JONES & GILLETTE (1918) tritt *Pemphigus populi-transversus* Ril. (Hauptwirt *Populus monilifera*, *deltoides* etc.) in den Vereinigten Staaten gelegentlich an den Wurzeln verschiedener Kohlsorten (*Brassica oleracea*) schädigend auf.

BOERNER & HEINZE (1957) geben für Mitteleuropa gelegentliche Schadvorkommen von *Pemphigus dauci* Goureau (= *P. phenax* BOERNER & BLUNK) an jungen Karotten an.

Unter den Fordinen kann *Smynthuroides betae* (in der Literatur meist unter dem Namen *Trifidaphis phaseoli*) als „Bohnenwurzellaus“, „cotton-root aphid“ usw. erhebliche wirtschaftliche Bedeutung gewinnen. Bei den eigenen Untersuchungen konnte diese polyphage Wurzellaus stets nur im Stadium des „eisernen Bestandes“ angetroffen werden. Dagegen beobachtete Dr. Brandt (briefliche Mitteilung) in Oberbayern Massenbefall an

Buschbohnen. Die betroffenen Pflanzen blieben klein und kümmerlich im Laubtrieb, die Blätter verfärbten sich gelblich, es wurden keine Hülsen angesetzt. Etwa 20 % der Bohnenpflanzen blieben infolge des Wurzellausbefalls ohne Ertrag. Vereinzelte Fälle deutlichen Schadauftritts an Bohnen konnten Dr. ZOGEL und Dr. WILDBOLZ (mündliche Mitteilung) für das ostschweizerische Gebiet feststellen. Weitere Schadmeldungen liegen vor für Frankreich (BACHOWSKI & MESNIL, 1935, und GAUMONT L., 1923, [RAE 12–64]), England (THEOBALD, 1925 etc.), Rußland (MORDVILKO, 1929), Nordamerika, Chile (OLALQUIAGA FAURÉ G., 1953, [RAE 42–30]), Brasilien (MOREIRA C., 1925, [RAE 13–617]) etc. Neben Bohnen, die besonders unter dem Befall zu leiden haben, werden auch Kartoffeln, Tomaten, Kohl und andere Gemüsearten angegriffen. An Kürbispflanzen verursachte die Wurzellaus in den USA (Utah) Wuchsverkümmern und hohe Ernteverluste (KNOWLTON G. F., 1945, [RAE 35–125]). CUTRIGHT (1933) stellte im oberen Ohio-Gebiet Schadbefall an Möhren fest: Schon bei schwachem Besatz entstehen Verformungen an den Rüben, bei stärkerem Befall werden starkverzweigte, faserartige Wurzeln ausgebildet.

Von wirtschaftlicher Bedeutung können die durch *Sm. betae* an Baumwolle („cotton-root aphid“) verursachten Schäden sein. So zählt nach BONDY F. F. & RAINWATER C. F., 1939 (RAE 28–649) diese Wurzellaus im amerikanischen Baumwollanbaugebiet in Süd-Carolina zu den gefährlichsten Baumwollaphiden. Ihre Bekämpfung ist schwierig, nicht zuletzt deshalb, weil sie sich auch gegen die die Wurzelläuse hegenden Ameisen richten muß. Gefährdet sind vor allem junge Baumwollpflanzen, die bei starkem Besatz absterben. Hoher Befall hat Kümern und Zwergwuchs zur Folge (RAINWATER C., 1935, [RAE 24–25]). Weiterer Schadbefall von *Sm. betae* an Baumwolle wird aus der Krim und Transkaukasien (REKACH V. N., 1938, [RAE 27–215] etc.), Westturkestan (PLOTNIKOV V. I., 1928, [RAE 16 bis 430]), Korea (SHINJI O., 1936, [RAE 24–700]) und Uganda (HANCOCK G. L. R., 1926, [RAE 14–554]) gemeldet. Als Gegenmaßnahme empfiehlt MORDVILKO (1929 c), den Grundwasserspiegel der befallenen Felder etwas zu senken, da hohe Bodenfeuchtigkeit die Entwicklung von *Sm. betae* begünstigen soll.

4. Sonstige Schadauftreten

Die in ihrer systematischen Stellung noch nicht klargestellte Primelwurzellaus („auricula root aphid“), *Pemphigus auriculae* Murray, verursachte in England in Gärtnereien gelegentlich beträchtliche Schäden an eingetopften Primeln (LAING, F., 1926 [RAE 14–594], ANLEY, G., 1937 [RAE 25–493]).

Aus den Niederlanden wurde wiederholt Schadauftreten einer *Pemphigus*-Art an Kümmerl (VAN POETEREN, N., 1935 [RAE 23–717]) gemeldet. Möglicherweise handelt es sich hier um die von BOERNER (1952) als *Pemphigus passeki* beschriebene Aphide, bei der eine weitere systematische Abklärung erwünscht wäre.

In den Vereinigten Staaten tritt gelegentlich *Smynthuroides betae* als Schadinsekt in Tabakkulturen auf (MORRILL jr., A. W., 1942 [RAE 30–526]). Die Art besitzt hier nur geringe Bedeutung.

Wichtig wurden Wurzellausschäden an den in der Sowjetunion (Ukraine, Gebiet von Kursk usw.) zur Kautschukgewinnung angebauten *Scorzonera*- und *Taraxacum*-Arten (*Sc. tau-saghyz*, *T. kok-saghyz* und *T. megalorhizon*). Hier kann *Smynthuroides betae* durch Abtöten der distalen Wur-

zelteile jüngere Pflanzen zum Absterben bringen (EMEL YANOVA N. A., 1935, [RAE 24–710]), GHILAROV M. S., 1937, [RAE 26–106]). Angeblich soll auch *Paracletus cimiciformis* die Wurzeln dieser Kautschukpflanzen befällen (bis zu einer Tiefe von 35 cm) und schädigen, jedoch dürfte Verwechslung mit einer *Trama*-Art vorliegen. Die beiden an *Scorzonera* und *Taraxacum* schädlichen Aphidenarten werden durch ihre enge Vergesellschaftung mit Ameisen (*Lasius alienus* usw.) sehr gefördert.

5. Bedeutung der Hauptwirtgenerationen

Die an Ulme, Pappel und Pistacie hervorgebrachten auffälligen Gallbildungen werden manchmal in so großer Zahl angetroffen, daß die befallenen Bäume verunstaltet erscheinen. Eine wirtschaftliche Bedeutung kommt jedoch selbst diesem hohen Besatz in der Regel nicht zu. In der Literatur wird lediglich für die USA einmal eine Entblätterung von als „shade tree“ gebrauchten *Populus*-Arten infolge starken *Pemphigus*-Befalls (*P. populi-caulis* Fitch, *P. populi-transversus* Ril.) erwähnt. Es waren hier offenbar die honigtauenthaltenden Blattstielgallen von Eichhörnchen angenagt worden (RUGGLES, A. G., 1921 [RAE 9–461]).

Wirtschaftliche Verwendung fanden verschiedene Fordinengallen, so vor allem die an *Rhus semialata* von der ostasiatischen Fordine *Schlechtendalia chinensis* Bell. erzeugten Gallbildungen in China zur Herstellung von Tinte, zum Färben, zum Gerben und in der Volksmedizin (in der chinesischen medizinischen Literatur bereits im 16. Jahrhundert erwähnt). BAKER (1917) berichtet, daß die unter der Bezeichnung „chinese gall“ auf den Markt kommenden, von *Schlechtendalia chinensis* an Sumach erzeugten Gallen langhin für China ein wichtiger Handelsartikel gewesen sind. In England spielte die „chinese gall“ eine wichtige Rolle beim Färben von Sealskin.

6. Übertragung pflanzlicher Viroten

Zur Erörterung der Frage, wie weit die behandelten Wurzelaphiden als Virusüberträger wichtig werden können, liegt erst sehr spärliches Untersuchungsmaterial vor. Da jedoch in der modernen Blattlauskunde das Problem der Virusübertragung immer mehr in den Vordergrund rückt, werden im folgenden die gefundenen Literaturangaben kurz zusammengestellt:

DRAKE, C. J., TATE, H. D. & HARRIS, H. M., 1935 (zit. nach HEINZE, 1951) wiesen nach, daß – neben zahlreichen anderen Aphidenarten – auch *Anoecia* sp. die Streifenkrankheit der Zwiebel („yellow dwarf of onion“) übertragen kann. THOMPSON, R. C., DOOLITTLE, S. P. & SMITH, F. F., 1944 (RAE 33–39) vermuten, daß *Pemphigus bursarius* die viröse Nervenverdickung des Salats („big vein virus of lettuce“) zu übertragen vermag, ein experimenteller Beweis wurde jedoch nicht erbracht. KASSANIS, B., 1947 (RAE 37–233) stellte für die gleiche Art fest, daß die Vergilbungskrankheit des Löwenzahns („dandelion yellow mosaic“) nicht übertragen werden kann. SEDLAG (1953) gelang der Nachweis, daß die Rübenwurzellaus, *Pemphigus fuscicornis*, ein Vektor der Mosaikkkrankheit der Rübe („beet mosaic“) sei, ebenfalls nicht. BENNETT, C. W. & WALLACE, H. E., 1938 (RAE 26–445) fanden, daß *Pemphigus betae* Doane das „curly top virus“ der Zuckerrübe beim Saugen zwar aufnehmen kann, aber zur Übertragung nicht fähig ist. Ebenso stellen SEVERIN, H. H. P. & DRISKE, R. M., 1948 (RAE 39–500) fest, daß *P. betae* hinsichtlich der Mosaikkkrankheit der Zuckerrübe („sugar-beet mosaic“) keine Vektoreigenschaften besitzt.

Die angeführten, meist ungesicherten oder negativen Befunde machen es wahrscheinlich, daß den behandelten Blattlausgruppen keine größere Bedeutung als Virotenüberträger zukommt, wenngleich auch gesicherte Angaben hierüber erst möglich sein werden, wenn weitere Untersuchungen vorliegen. In diesem Zusammenhang muß auch der Umstand erwähnt werden,

daß die behandelten Gruppen, insbesondere die Fordinen, allgemein zum Abbau der in erster Linie als Virusvektor bedeutungsvollen geflügelten Stadien neigen.

7. Schlußbemerkungen

Die oben gegebene Übersicht zeigt, daß die *Anoeciinae*, *Tetraneurini*, *Pemphigini* und *Fordinae* unter mitteleuropäischen Bedingungen nur einige wenige Gelegenheitsschädlinge stellen (Salatwurzellaus, Bohnenwurzellaus), daß sie aber, bei Berücksichtigung des Gesamtverbreitungsgebietes, nicht nur einen mannigfaltigen Kreis von Kulturpflanzen befallen, sondern auch gegenüber manchen Wirtspflanzen zu wirtschaftlich wichtigen Schadinsekten werden können. Die umfangreiche Wirtsliste und das weite Verbreitungsgebiet vieler Gattungen und Arten – manche Formen (*Pemphigus bursarius*, *Tetraneura ulmi*, *Smyntburodes betae*) kann man nahezu als Kosmopoliten ansprechen – lassen eine große biologisch-ökologische Valenz der Gruppen erkennen. Die weite Verbreitung bringt es mit sich, daß ein und dieselbe Art in einem Gebiet indifferent oder höchstens potentiell schädlich ist, während sie unter anderen ökologischen Bedingungen als ernst zu nehmender Schädling auftreten kann. So sind etwa *Anoecia*, *Tetraneura* und verschiedene Fordinen im atlantisch beeinflussten, mittel- und westeuropäischen Klimabereich als Getreidewurzelläuse praktisch bedeutungslos, während sie unter ponto-mediterran oder kontinental bestimmten Klima- und Anbaubedingungen gelegentlich beträchtliche Schäden verursachen.

Von verschiedenen Autoren wird übereinstimmend festgestellt, daß eine Bekämpfung der behandelten Wurzellausgruppen auf große Schwierigkeiten stößt. Hierfür sind mehrere Umstände verantwortlich zu machen:

- a. Die unterirdische Lebensweise bietet den betreffenden Aphiden nicht nur einen gewissen Schutz gegen extreme Klimaeinflüsse, Räuber und Parasiten, sie erschwert auch großflächige chemische Bekämpfungsmaßnahmen. Die bei manchen Arten ausgebildete, feuchtigkeitsabweisende Wachshülle kann diese Schutzwirkung noch verstärken. Im Gegensatz zu chemischen Bekämpfungsverfahren konnten in einigen Fällen durch ökologische Gegenmaßnahmen (Bewässerung usw.) gute Erfolge erzielt werden.
- b. Eine Reihe von Arten kann von zwei ganz verschiedenen Infektionsquellen her die Wirtspflanze angreifen (Überflug vom Hauptwirt, Überwandern von benachbarten Nebenwirten, auf denen die Population anholozyklisch überwintert). Dieser doppelte Infektionsweg bereitet gerade bei der Bekämpfung der amerikanischen Zuckerrübenwurzellaus (PARKER, 1915 etc.), der Salatwurzellaus (MÜLLER-THURGAU, OSTERWALDER & SCHNEIDER-ORELLI, 1917) und der Ulmenblasenlaus (*Tetraneura ulmi*) erhebliche Schwierigkeiten. Eine einseitige Entfernung der Hauptwirte (etwa *Ulmus campestris* bei *T. ulmi*; vergl. MARCHAL, 1933) könnte im günstigsten Fall den Zuzug überwandernder Emigranten erschweren; diese Maßnahme, die von verschiedenen Autoren vorgeschlagen wurde, kann aber nicht das Zuwandern von Exules verhindern, die, zumindest bei den Gattungen *Anoecia*, *Tetraneura*, *Pemphigus*, *Forda*, *Ge-*

oica, *Smynthuroides* praktisch überall und, im Gegensatz zu anderen Aphidengruppen, auch zu jedem Zeitpunkt gegenwärtig sind. Einige der untersuchten Arten besitzen ferner eine bemerkenswerte Fähigkeit, nach dem Ausfall des geschädigten Wirts an benachbarten Unkräutern usw. weiter zu existieren. Eindrucksvoll waren in dieser Hinsicht eigene Beobachtungen über das Abwandern von *Anoecia vagans* nach dem Getreideschnitt (Gerste) auf Ackerunkrautgräser, vor allem auf *Agropyrum repens*. Ähnliche Ausweichmöglichkeiten bestehen beispielsweise für die Garten- und Schuttunkrautgesellschaften bevorzugende Salatwurzellaus (Abwandern von *Pemphigus bursarius* von Salat auf im gleichen Biotop wachsende Arten von *Sonchus*, *Anthemis*, *Lampsana*, *Taraxacum* usw.).

Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Pemphigus betae* (LANGE jr. W. H., 1944, [RAE 33–38]), *Smynthuroides betae* (EMEL' YANOVA N. A., 1935, [RAE 24–710], MORDVILKO, 1929) und weiteren Fordinen (MARCHAL P. & FOEX E., 1921, [RAE 10–265] usw.) vor.

- c. Manche *Anoecia*- und *Tetraneura*-Arten und nahezu alle Fordinen erfahren durch das Trophobieeverhältnis mit Ameisen eine besondere Förderung (Transport, Anlage unterirdischer Galerien, Freilegung von Wurzeln und Stengelgrund, Überwinterung in Ameisenbauten unter kleinklimatisch günstigen Bedingungen usw.). Die von den einzelnen Autoren veröffentlichten Beobachtungen (CUTRIGHT, 1925, KRISHNA AYYAR P. N., 1935, [RAE 24–113]; GHILAROV M. S., 1937, [RAE 26–106]; KNOWLTON G. F., 1945, [RAE 35–125] usw.) stimmen hierin mit den eigenen Untersuchungsergebnissen weitgehend überein. Eine Folge dieser Trophobiebeziehungen ist, daß gegen die betreffenden Aphiden gerichtete Bekämpfungsversuche auch ein Vorgehen gegen die mit den Wurzelläusen vergesellschafteten Ameisenarten einbeziehen müssen (MALENOTTI, 1924; BONDY F. F. & RAINWATER C. F., 1939, [RAE 28–649] usw.).

Zusammenfassend darf festgestellt werden, daß die einigen der behandelten Wurzellausarten zukommende wirtschaftliche Bedeutung weitgehend von den biologisch-ökologischen Eigenarten der betreffenden Gruppen her bestimmt ist.

V. Systematische und phylogenetische Erörterungen

Im Hauptabschnitt der Arbeit wurde die Frage nach der Systematik und Phylogenie der behandelten Gruppen festgestellt. Der Schlußabschnitt versucht, durch Zusammenfassung einzelner Ergebnisse einen Beitrag zur Klärung der sich ergebenden allgemeinen Probleme der Taxonomie und Evolution bei Aphiden zu leisten.

A. Zur Methodik der Artabgrenzung

Für die bei den behandelten Formen auftretenden Schwierigkeiten in der Artabgrenzung sind vor allem drei Erscheinungen verantwortlich zu machen: 1. Die mit der stark verbreiteten Anholozyklie verbundene, lang andauernde oder vollständige parthenogenetische Fortpflanzung. (Vergl.

hierzu EASTOP, 1953.) DOBZHANSKY (1951) führt aus, daß bei Organismen ohne geschlechtliche Fortpflanzung eine „Art“ eine grundsätzlich andere Kategorie (= „agamospecies“) darstellt als bei denjenigen Gruppen, die potentielle Fortpflanzungsgemeinschaften bilden. 2. Die teilweise sehr große phänotypische Variabilität, die – im Verein mit dem Formenwandel in der Generationsabfolge – sehr oft genotypische Unterschiede vortäuscht. Als Beispiel sei hier die diagnostisch gebrauchte Borstengestalt bei *Geioica* (ROBERTI, 1939) und die von BOERNER (1952) zur Artgruppierung bei *Forda* benutzte larvale Antennenborstenlänge erwähnt; beide Merkmale zeigen eine starke, saison-bestimmte Variabilität. 3. Der Umstand, daß in manchen Fällen nur einzelne, oft weitgehend oder völlig ausfallende Glieder der Generationsfolge Träger diagnostischer Merkmale sind (Geflügelte bei den *Pemphigus bursarius*-ähnlichen Formen und bei *Forda marginata* und *F. sensoria*).

Selbst nach Abklärung von Generationsverhältnis, Polymorphismus, Variationsbreite und Wirtsbindung bleibt die Einstufung bestimmter Populationsgruppen noch eine systematische Streitfrage, da die Abgrenzung nach der jeweils herrschenden Artauffassung erfolgt. Im wesentlichen stehen sich hier zwei Ansichten gegenüber: Eine Arbeitsrichtung gliedert die Populationen nach morphologischen Grundsätzen, sie stellt gelegentlich biologisch uneinheitliche Arten („Großarten“ im Sinne BOERNERS) auf. Im Gegensatz dazu erklärt die andere Richtung die „biologischen Einheiten“ als Träger der Art, sie nimmt unter Umständen auch morphologisch nicht mehr definierbare Arten („Kleinarten“ im Sinne BOERNERS) in Kauf.

BOERNER (1952) erörtert in der Einleitung zu seinem großen Katalogwerk den von ihm benutzten Begriff der „Kleinart“. Dieser Begriff ermöglicht auch innerhalb morphologisch nicht mehr trennbarer Gruppen eine artliche Gliederung nach Generationsverhältnis und Wirtsbindung. BOERNER (1952), S. 13: „Wenn der Museologe mit den Hilfsmitteln seiner vergleichenden Morphologie am Ende seiner Differenzierungskunst angelangt ist, beginnt für den Biologen die Aufgabe der Prüfung des museologischen Ergebnisses auf biologische Bewährung. ... Muß der Biologe die museologische Art unterteilen, so liegt die Entscheidung bei ihm.“ Als Argument für die Kleinart wird angeführt, daß sie allein „Träger des Lebens“ sei, daß nur sie der Erforschung die gesicherten Grundlagen geben und dem Pflanzenschutz die Wege zu rationalen Bekämpfungsmethoden öffnen könne.

Der hier skizzierte Standpunkt entspricht den von der modernen Systematik erhobenen Forderungen (Vergl. DOBZHANSKY, 1951). Da der vorliegenden Arbeit das in BOERNERS Katalog wiedergegebene System zugrunde liegt, wurde zunächst versucht, bei der Artabgrenzung nach den von BOERNER geforderten Richtlinien vorzugehen. Jedoch erwies sich dieser Weg bei den behandelten Gruppen in vielen Fällen als ungangbar:

1. Die theoretisch berechtigte Forderung, einer Art „biologische“ statt morphologische Einheiten zugrunde zu legen, setzt eine anwendbare Definition dieser „biologischen Einheiten“ voraus. Das von der modernen Systematik gebrauchte Kriterium der potentiellen Fortpflanzungsgemeinschaft („Mendelian population“) versagt dort, wo anholozyklische Populationen untersucht werden, denn jedes einzelne Individuum einer solchen, sich nur noch parthenogenetisch vermehrenden Form steht hinsichtlich seiner Fortpflanzung auch potentiell mit anderen Individuen in keinem Zusammenhang mehr. Der Hinweis, daß sich alle diese Formen von amphimiktischen Populationen ableiten lassen, hilft aus dieser methodischen Schwierigkeit nicht heraus, da theoretisch nicht entschieden werden kann, wo und wann die Grenze zwischen amphimiktischer und parthenogenetischer Form gezo-

gen werden muß, und da praktisch die genealogischen Beziehungen nur mittelbar, nämlich unter Anwendung vergleichend morphologischer Methoden erschlossen werden können. Und sobald solche anholozyklischen Formen mit den zugeordneten holozyklischen Stammformen als Art zusammengefaßt werden, ist das Prinzip der „biologischen Einheit“ verletzt.

2. Da das Kriterium der natürlichen Fortpflanzungsgemeinschaft bei einem Großteil der behandelten Formen versagt, wird das Wirtsverhältnis zur Kennzeichnung der „biologischen Einheiten“ zu Hilfe gezogen. Diesem Verfahren liegt die These zugrunde, daß die reiz- und ernährungsphysiologisch bedingte Wirtsspezifität für die Artabgrenzung eine zuverlässigere Grundlage bilde als die oft stark variierenden morphologischen Verhältnisse.

Dem ist aber gegenüber zu halten, daß auch die Beziehung zum Wirt einer gewissen phaenotypischen Variabilität unterliegen kann.

Besonders eingehend sind diese Erscheinungen bei parasitischen entomophagen Insekten studiert worden. Eine nicht selektiv bedingte, rein phaenotypische Änderung („conditioning“, „host selection principle“) einer Population konnte hier in einer ganzen Reihe von Fällen experimentell hervorgerufen werden (vgl. ALLEN, 1954). Für phytophage Insekten bringt FRIEDRICHS (1930) und später HERING (1952) eine Anzahl von Beispielen. Weitere Fälle dieser Art sind aus der Praxis der angewandten Entomologie bekannt (Übergang von *Pyrausta nubilalis* von *Artemisia* auf Mais, Schadaufreten der *Dreyfusia piceae* auf *Abies balsamea* in Nordamerika usw.).

Ein bemerkenswertes Beispiel dieser Art teilte mir HILLE RIS LAMBERS (brieflich) liebenswürdigerweise mit: Die Aphide *Amphorophora rubi* Kaltenbach lebt an *Rubus*. Sie ließ sich in von verschiedenen englischen Forschern planmäßig durchgeführten Versuchen nicht auf *Fragaria* übertragen. 1952 wurde durch Zufall der „spontane“ Übergang einer Population von *Rubus* auf *Fragaria* beobachtet, wobei die Tiere morphologische Züge der seit ihrer 1905 durch THEOBALD erfolgten Beschreibung nicht wieder angebotenen *A. fragariella* annahmen. Die russischen Forscher G. V. SAMOCHVALOVA und E. SAMOJLOWITSCH stellten bei virginogen polyphagen Aphiden im Verlauf der Sommergeneration eine Bevorzugung bestimmter Wirtspflanzen, die sich auch bei den Nachkommen erhielt, fest. Dabei wurden auch Veränderungen in der morphologischen Ausprägung beobachtet (zit. nach BOERNER und HEINZE [1957]).

Bei eigenen Übertragungsversuchen konnten aus Populationen von *Toxopterina taraxicola* Boerner (BOERNER [1952], Wirt: *Taraxacum*) vereinzelte Tiere auch erfolgreich an *Leontodon* (Wirtspflanze der Nachbarart *Toxopterina leontodontis* Boerner) weitergegeben werden. Dasselbe wurde für *Trama centaurea* Boerner (Wirt: *Centaurea*) festgestellt. Einzelne Tiere konnten an *Achillea* (Wirtspflanze der benachbarten *Trama pubescens* Koch) gehalten werden.

Diese Beobachtungen und die Übertragungsversuche, bei denen es gelang, einzelne Vertreter einer genotypisch einheitlichen Population (clon) an außerhalb des normalerweise befallenen Wirtskreises liegenden Pflanzen anzusiedeln, erweckten ein gewisses Mißtrauen gegenüber einer auf Grund der Wirtsverhältnisse erfolgenden Artabgrenzung. Eine rein auf Grund der Wirtsverhältnisse erfolgende Artabgrenzung erscheint vor allem deshalb bedenklich, weil Art und Umfang der ernährungsphysiologischen Variabilität noch sehr wenig überschaut werden können, während ein Überblick über die morphologischen Abänderungsmöglichkeiten durch entsprechende Reihenuntersuchungen (vergl. WAGNER, 1955) jederzeit gewonnen werden kann.

3. Wenn bei den eigenen Untersuchungen die Artabgrenzung nach den kleinsten jeweils feststellbaren „biologischen Einheiten“ (= konstante Wirtsspezifität) erfolgt wäre, so hätten eine Reihe neuer Arten aufgestellt werden müssen, während andererseits von fremden Autoren beschriebene Arten trotz intensiver Nachsuche nicht wieder aufgefunden worden wären. (So hätte zum Beispiel die im Erlanger Gebiet häufige *Anoecia nemoralis* (an *Poa pratensis*) in diesem Fall trotz vollständiger morphologischer Übereinstimmung nicht mit BOERNERS *Anoecia nemoralis* (von *Poa nemoralis*) gleichgesetzt werden dürfen, da die Populationen des Untersuchungsgebietes unter Freilandverhältnissen *Poa nemoralis* nicht befehlen). Die Folge eines solchen Vorgehens wäre, daß in einigen Gruppen (etwa im Bereich der *Pemphigus bursarius*-ähnlichen Formen) eine unbegrenzte Zahl von zwar ephemeren und singulären, aber immerhin „biologischen Einheiten“ im engsten Sinne bildenden Populationen in den Artrang erhoben werden könnte. Eine solche Maßnahme würde die Taxonomie, die ja nicht zuletzt auch ein Verständigungsmittel sein soll, ad absurdum führen.

Es mußte daher bei den eigenen Untersuchungen auf die herkömmliche Artabgrenzung mit Hilfe morphologischer Merkmale zurückgegriffen werden, wobei versucht wurde, im Sinne von WAGNER (1955) die einzelnen morphologischen Variationsmöglichkeiten (Teil I, S. 190) so weit als möglich zu berücksichtigen. In der Tatsache, daß die auf Grund kontinuierlicher morphologischer Verhältnisse abgegrenzten Gruppen im großen Ganzen auch übereinstimmende ökologische und ernährungsphysiologische Züge aufweisen, wird eine Berechtigung der getroffenen Artabgrenzung gesehen⁸. Die auf diese Weise gewonnenen „Arten“ sind in biologischer Hinsicht vielfach uneinheitlich und insofern anfechtbar. Es konnte aber keine andere Abgrenzungsmöglichkeit gefunden werden, die – folgerichtig eingehalten – eine befriedigende Bestimmbarkeit gewährleistet hätte.

B. Zur Frage der „virginogenen Formentrennung

Die bei den bearbeiteten Gruppen auftretende anholozyklische Lebensweise stellt nicht nur ein taxonomisches, sondern auch ein biologisch-phylogenetisches Problem dar. Folgt man den Erkenntnissen der modernen Vererbungslehre (DOBZHANSKY, 1951), so müssen für die Evolution einer parthenogenetischen Organismengruppe folgende genetischen Auswirkungen gefordert werden:

1. Die einzelnen Linien stellen jeweils geschlossene, von den Nachbarlinien isolierte genotypische Systeme dar. Der mit der Amphimixis verbundene Genaustausch, der mutative Neuerwerbungen dem Erbstock („gene pool“) der Gesamtpopulation zugute kommen lassen kann und damit gleichzeitig der Aufsplitterung der Gruppe entgegenwirkt, fällt weg.

2. Es tritt eine extreme Verarmung der genetischen Konstitution ein. Ein genetischer Polymorphismus, dem von der modernen Vererbungslehre (DOBZHANSKY, 1951) hinsichtlich der Aufrechterhaltung einer „evolutionären Pla-

⁸ Neuere Untersuchungen (EICHORN, 1958) sind bei Benützung papierchromatographischer Methoden zur Abklärung aphidologisch systematischer Fragen zu überraschenden Ergebnissen gelangt. Es ist zu hoffen, daß bei den untersuchten Gruppen gelegentlich eine papierchromatographische Überprüfung möglich wird.

stizität“ und Anpassungsfähigkeit eine sehr große Bedeutung zugemessen wird, liegt bei den genetisch isolierten Linien nicht vor.

3. Das bedeutet, daß vollständig parthenogenetische Formen, denen der kollektive „gene pool“ fehlt, theoretisch weder die Kontinuität und Geschlossenheit noch die potentielle Veränderungs- und Anpassungsfähigkeit amphimiktischer Formen besitzen können.

Einen guten Beleg für diese von der theoretischen Systematik bei Wegfall der Amphimixis geforderten Aufsplitterung konnte OSCHKE (1952) mit seiner phylogenetischen Bearbeitung der Nematodengattung *Rhabditis* bringen („Formenstau“ im Gefolge hermaphroditischer und parthenogenetischer Fortpflanzung).

Die von EASTOP (1953) beim Studium der parthenogenetischen Aphidengruppe der *Tramini* angetroffenen Verhältnisse (scharfe Artabgrenzung nicht mehr möglich) stimmen ebenfalls gut mit den theoretischen Forderungen überein.

SHULL (1932) konnte durch 5jährige Zuchten reiner Linien von *Macrosiphum solanifolii* nicht nur die morphologische und physiologische Uneinheitlichkeit der betreffenden Klone nachweisen, er brachte gleichzeitig mit der Feststellung, daß die Klone in der Gegend, in der sie gesammelt wurden, die größte Vitalität aufwiesen und daß sie bei Überbringung in ein anderes Gebiet nur mit Schwierigkeit gezüchtet werden konnten, ein schönes Beispiel für die theoretisch zu fordernde enge ökologische Spezialisierung solcher parthenogenetischen Populationen.

Das Fehlen eines genetischen Polymorphismus in reinen, parthenogenetisch gezüchteten Linien von *Rhopalosiphum padi* konnte EWING, 1916 (zit. nach BODENHEIMER & SWIRSKI, 1957) veranschaulichen: Selektionen, die hier in einer sehr großen Zahl (44) aufeinander folgender Generationen nach verschiedenen Merkmalen hin durchgeführt wurden, konnten auch nicht die geringste Änderung der betreffenden Mittelwerte erzielen.

Von den untersuchten Arten sind in diesem Zusammenhang vor allem die *Fordinae* aufschlußreich, da deren Vertreter im Beobachtungsgebiet infolge Wegfalls des Hauptwirts zu einer rein parthenogenetischen Fortpflanzungsweise gezwungen sind. Die unübersichtlichen systematischen Verhältnisse dieser Unterfamilie – es liegen relativ viele Beschreibungen anholozyklischer „Arten“ vor, denen wesentlich weniger holozyklische „Arten“ gegenüberstehen – wurden als Ergebnis einer „virginogenen Formentrennung“ (BOERNER, 1952) aufgefaßt. Folgerichtig hat BOERNER in seinem Katalog (1952) die mitteleuropäischen „Anholozykler“ als selbständige, von den holozyklischen Stammformen getrennte Arten betrachtet.

Die vorliegende Untersuchung der mitteleuropäischen Fordinen zeigte, daß für die hier herrschenden verwirrenden systematischen Verhältnisse weitgehend ein jahreszeitlicher Polymorphismus (*Forda formicaria*, *F. marginata*, *Geocica utricularia*, *G. setulosa*, *Paracletus cimiciformis*) verantwortlich ist. Ferner scheint manchen alten Artbeschreibungen nur ungenügendes Material zugrunde gelegen zu haben, da die Untersuchung einer größeren Zahl von Populationen oft gleitende Übergänge zwischen einzelnen, artlich für selbständig gehaltenen Formen ergab (Vergl. *Forda marginata*).

Mit dem Vorbehalt, daß den eigenen Untersuchungen die – anfechtbare – Arbeitsweise der morphologischen Artabgrenzung zugrunde gelegt werden mußte, kann festgestellt werden, daß bei den behandelten Fordinen die „virginogene Formentrennung“ nicht bis zur Bildung neuer Arten fortgeschritten ist. Da die Variationsbreite des untersuchten Materials praktisch alle aus dem Areal der anholozyklischen Formen beschriebenen „Arten“ mit einschließt, gewinnt diese Feststellung für alle bisher bekannten mitteleuropäischen Fordinen Gültigkeit. Es stimmen von 10 bearbeiteten Fordinenarten 8 noch soweit morphologisch mit der jeweiligen Stammform überein, daß eine spezifische Absonderung nicht gerechtfertigt

erscheint. Von den beiden parazyklischen Arten, die keiner holozyklischen Form zugeordnet werden konnten, steht *Forda skorkini* recht isoliert, eine Ableitung von einer der bekannten holozyklischen Formen bereitet Schwierigkeiten. *Forda dactylidis* kann möglicherweise als Ergebnis einer Artneubildung aufgefaßt werden, diese wäre aber dann nicht durch virginogene Formentrennung, sondern durch eine gekoppelte ernährungsphysiologische und morphologische Spezialisierung zustande gekommen. (Vgl. S. 39.) Eine Aussage darüber, wie weit durch die andauernde Parazyklie der Saisonpolymorphismus und der Variationsbereich beeinflusst wurde, ist noch nicht möglich. Die vorliegenden Literaturangaben weisen auf eine auch bei den holozyklischen Formen vorhandene Polymorphie hin.

Eine „biologische Formentrennung“ liegt insofern vor, als die anholozyklischen Populationen zu einem weitgehenden Abbau der Geflügelten, zum Ersatz der Sexuparen durch virginopare Geflügelte und zur fast völligen Unterdrückung der Sexuales gelangt sind. Andererseits zeigen sie im Zeitpunkt, zu dem die geflügelten Tiere ausgebildet werden, noch Anklänge an den Jahresrhythmus der holozyklischen Formen. Für den im Gefolge einer derartigen biologischen Formentrennung auftretenden Rückgang in der Geflügeltenerzeugung und für den Ersatz sexuparer (bzw. gynoparer) Geflügelter durch virginopare Geflügelte liegen auch bei anderen Aphidengruppen Beobachtungen vor.

So wurden verschiedentlich im Herbst an *Populus* neben sexuparen Geflügelten von *Thecabius affinis* auch virginopare Geflügelte angetroffen (Teil II, S. 557). MARCHAL (1913) stellte fest, daß bei der westlichen, anholozyklischen Rasse von *Pineus strobi*, deren Alter auf mehrere 100 Jahre geschätzt wird, die Geflügeltenproduktion zwar noch etwa so hoch wie bei der holozyklischen Rasse ist, daß aber statt der Sexuparen größtenteils Virginopare auftreten. Bei *Dreyfusia nüsslini*, die erst in jüngerer Zeit nach Mittel- und Westeuropa verschleppt wurde und deren anholozyklische Lebensweise daher von einer relativ kurzen Dauer ist, kommen sexupare Geflügelte noch vor, während die schon wesentlich länger in Mittel- und Westeuropa anholozyklisch lebende *Dreyfusia piceae* nur noch virginopare Geflügelte ausbildet. WALDHÄUER (1953) und F. P. MÜLLER (1954) geben an, daß bei der anholozyklischen Rasse von *Myzodes persicae* bedeutend weniger Geflügelte entstehen als bei der holozyklischen Rasse. F. P. MÜLLER (1954) fand, daß bei dieser Art schon eine einmalige anholozyklische Überwinterung ausreicht, um die Ausbildung der Sexualformen praktisch zum Erlöschen zu bringen. BONNEMAISON (1951) beobachtete nach 3jähriger anholozyklischer Fortpflanzung von *Myzodes persicae* einen völligen Ersatz der gynoparen und männlichen Geflügelten durch virginopare Geflügelte. Demgegenüber konnte MARTINI (1957) bei der anholozyklischen Form von *Rhopalosiphoninus tulipaellus* Theob. noch das Auftreten einzelner oviparer Weibchen nachweisen, während SCHNEIDER-ORELLI (1916) und andere Autoren bei der europäischen Form der Blutlaus, *Eriosoma lanigerum*, noch nach 150jähriger rein anholozyklischer Lebensweise die gelegentliche Ausbildung von Sexuparen und Sexuales beobachteten.

C. Artbildung durch ernährungsphysiologische und ökologische Spezialisierung

BOERNER (1939, 1952) vertritt den Standpunkt, daß die gegenwärtige Wirtsbindung einer parasitisch lebenden Art nur als Ergebnis einer stufenweisen Einengung des Wirtskreises verstanden werden kann. Ursprünglich polyphage Arten verlieren demnach im Verlauf ihrer Stammesgeschichte einzelne Wirtgruppen und Wirte, sie schränken sich immer stärker ein. Als Ursache für diese Erscheinung gibt BOERNER (1952) erbliche, gleichzeitig beim Wirt und beim Parasiten gegebene Bindungen an, „woraus sich wech-

seitige genetische Beziehungen ergeben, an deren einem Endpunkt die biologische Verdrängung des Parasiten von seiner ursprünglichen Wirtspflanze steht“. Dabei sollen die Störungen der Korrelation, die die Verdrängung des Parasiten herbeiführen, sowohl vom Wirt als auch vom Parasit selbst ausgelöst werden können. Diesen wechselseitig beeinflussbaren Verdrängungsvorgang, den BOERNER (1939), gestützt auf die Ergebnisse seiner jahrzehntelangen Forschungsarbeit an der Reblaus, für eine der grundlegenden Erscheinungen in der Stammesentwicklung parasitischer Formen hält, bezeichnet er als „Gesetz der harmonischen Beschränkung des Lebensraumes“.

Es soll hier nicht erörtert werden, ob in allen Fällen disjunktive Oligophagie, das Vorkommen „verirrter“ Populationen und die gelegentlich auftretenden eigenartigen Wirtsverhältnisse nahe verwandter Aphidengruppen als Andeutung einer ehemaligen Polyphagie aufzufassen sind, oder ob diese Erscheinungen gelegentlich nicht doch zwangloser als Eroberung neuer Wirte erklärt werden können⁹. Es werden im folgenden lediglich einige bei den untersuchten Arten beobachtete Erscheinungen mitgeteilt, die mit Hilfe der BOERNER'schen Gedankengänge eine recht befriedigende Erklärung finden.

Bei den untersuchten Blattlausgruppen ist bemerkenswert, daß oft bei verwandten Formen ein sehr unterschiedlicher Grad der Wirtsbindung vorliegt. Dabei haben die Arten mit größerem Wirtskreis im allgemeinen auch eine größere morphologische Variationsbreite (Vergl. *Anoecia corni*, *Forda formicaria* usw.). Insbesondere wurden bei den bearbeiteten Gruppen zwei Artenpaare gefunden, bei denen die BOERNER'sche Regel der Lebensraumbeschränkung Anwendung finden kann. Es sind dies *Anoecia corni* und *A. maior* einerseits und *Forda marginata* und *F. dactylidis* andererseits. In beiden Fällen muß die erstgenannte Art als plesiomorph, die andere als apomorph aufgefaßt werden.

Die beiden plesiomorphen Arten werden – in ihrer Gesamtheit betrachtet – an zahlreichen Gramineenarten und Gattungen gefunden. Dabei vermochten aber im Übertragungsversuch einzelne Populationen nicht mehr alle Wirtspflanzen des jeweiligen Wirtskreises zu besiedeln. Diese Erscheinung wird mit gewissem Vorbehalt als beginnende Wirtsbeschränkung innerhalb der Art gedeutet. Die beiden apomorphen Nachbararten sind eng an bestimmte Nebenwirte gebunden. Der Wirt der monophagen *Forda dactylidis* ist dabei noch im Wirtskreis des plesiomorphen Partners enthalten (*F. marginata* wurde gelegentlich auch an *Dactylis* gefunden). Bei *Anoecia corni* und *maior* hingegen überschneiden sich die Wirtskreise schon nicht mehr. Die ernährungsphysiologische Beschränkung und Spezialisierung der beiden apomorphen Arten ist von einer morphologischen Spezialisierung begleitet gewesen: In beiden Fällen ist die Rüssellänge gesteigert worden. Der Umstand, daß bereits die Erstlarve den stark verlängerten Rüssel besitzt, erlaubt die Annahme eines caenogenetisch erworbenen Merkmals. Bei *Anoecia maior* tritt noch eine augenfällige Zunahme der Körpergröße in Erscheinung. Diese bringt eine gewisse Disproportionierung bestimmter Körpermaße mit sich. So ist etwa das Antennenglied III, dessen Ausbildung auch bei anderen

⁹ HILLE RIS LAMBERS (1950) nennt in seinem Vortrag „Hostplants and Aphid Classification“ als Beispiele für einen im Verlauf der Stammesgeschichte erfolgten Wirtswechsel die auf Elaeagnaceen lebenden *Capitophorus*-Arten, deren mutmaßliche Vorfahren auf Rosaceen gelebt haben. *Prociphilus* (Hauptwirt: *Fraxinus*) ist eng verwandt mit den in der fundatigen Generation streng an *Populus* gebundenen *Pemphigini*. HILLE RIS LAMBERS vermutet hier einen a k t i v e n Wechsel des primären Wirts.

Tabelle 14

Gegenüberstellung der Artenpaare *Anoecia corni* und *maior* und *Forda marginata* und *dactylidis*

Art	Zahl der besiedelten Gramineenarten	Rüssellänge bei Ll.	Rüssellänge beim Ad.	Körperlänge (Ad.)	Anteil von Gl. III an der Ant.-Länge
<i>Anoecia corni</i> (plesiomorph)	11 Arten (eig. Material)	0,55—0,90	0,60—1,05	1,90—2,80	32 0/0 — 37 0/0
<i>A. maior</i> (apomorph)	1—2 Arten	0,87—1,03	1,00—1,30	2,20—3,00	35 0/0 — 38 0/0
<i>Forda margin.</i> (plesiomorph)	19 Arten (eig. Material)	0,50—0,80	0,58—1,00	1,60—2,95	32 0/0 — 37 0/0
<i>F. dactylidis</i> (apomorph)	1 (2) Arten	0,82—1,11	0,98—1,40	1,60—2,84	33 0/0 — 36 0/0

Aphidenarten in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnis von der Körpergröße steht (Vergl. *Pemphigus bursarius* Teil II, S. 569), positiv allometrisch verlängert.

Ein weiteres Artenpaar, das in einem sehr engen Verwandtschaftsverhältnis steht, ist *Tetraneura ulmi* (= plesiomorph) und *T. longisetosa* (= apomorph). Hier wird vermutet, daß die abgeleitete Form ihre Entstehung einer ökologischen Spezialisierung verdankt (Teil II, S. 550).

D. Die biologische Gruppe der „Wurzelläuse“ als Ergebnis konvergenter Stammesentwicklung

Eine zeitweilige oder vollständige unterirdische Lebensweise kommt in vielen Aphidenfamilien vor. Im Verlauf der eigenen Untersuchungen konnte sie bei über 100 Aphidenarten aus den Familien der *Lachnidae*, *Chaitophoridae*, *Aphididae*, *Thelaxidae* und *Pemphigidae* beobachtet werden. Aber nur in drei systematischen Großgruppen, in der Unterfamilie der *Traminae* (Fam. *Lachnidae*), in der Unterfamilie der *Anoeciinae* (Fam. *Thelaxidae*) und in der Familie der *Pemphigidae* gelang die Verwirklichung einer unterirdischen anholozyklischen Überwinterung. Man kann die Pemphigiden, Anoeciinen und Traminen¹⁰, denen neben der Möglichkeit zur unterirdischen Überwinterung als Exul einige weitere Eigentümlichkeiten gemeinsam sind, als biologische Gruppe der Wurzelläuse im engeren Sinn zusammenfassen.

Nachweisbare morphologische Neubildungen treten bei den Wurzelläusen nur vereinzelt auf. Als solche können etwa die bei der Mehrzahl der Anoeciinen und bei den *Geoicini* unabhängig voneinander entwickelten Spatelborsten gewertet werden. Spatelborsten finden sich aber auch bei zahlreichen oberirdisch lebenden Blattlausarten (Vertreter der *Chaitophori-*

¹⁰ Die gleichfalls untersuchte Unterfamilie der *Traminae* (MORDVILKO) soll in einer eigenen Arbeit behandelt werden. Da sie in biologischer Hinsicht nicht nur zur Gruppe der Wurzelläusen zählt, sondern infolge ausschließlicher Anholozyklie sogar als deren Endglied betrachtet werden kann, wird sie im vorliegenden Abschnitt ebenfalls berücksichtigt.

den, Callaphididen usw.). Sie können mit der Lebensweise der jeweiligen Arten kaum in Zusammenhang gebracht werden, sondern sind eher als Ausdruck einer allgemeinen Entwicklungstendenz anzusehen. Längenveränderungen des Rüssels (S. 38) oder des Rüsselglieds (*Pemphigini*, Teil II, Abb. 7) sind als wirtsbedingte Anpassungserscheinungen zu betrachten, die ebenfalls in zahlreichen Aphidengruppen selbständig aufgetreten sind. Daß Aphiden, die an verholzenden Pflanzenteilen saugen, in der Regel ein längeres Rüsselendglied haben, konnte MORDVILKO (1934) an einer Reihe von Beispielen zeigen.

Während Neuerwerb oder mit Spezialisierung verbundene Abänderung von Merkmalen somit bei den Wurzelaphiden nur in sehr bescheidenem Umfang zu beobachten ist, sind Abbauerscheinungen zahlreich und in weiter Verbreitung anzutreffen. Zwar finden sie sich teilweise auch bei oberirdisch lebenden Blattlausgruppen, aber keine von diesen ist so durch eine allgemeine morphologische Rückbildung gekennzeichnet wie die biologische Gruppe der Wurzelaphiden. Der Abbau und die Rückbildung folgender Merkmale kann an Hand von morphologischen Reihen verfolgt werden:

1. Fazettenaugen

Im Gegensatz zu allen übrigen ovoviviparen Blattlausgruppen fehlen den *Traminae*, *Thelaxidae* (= übergeordnete Kategorie der *Anoeciinae*) und *Pemphigidae* im Erstlarvenstadium reguläre Fazettenaugen. Es sind lediglich Triommatidien entwickelt. Während die geflügelten Tiere als phylogenetisch ursprünglichste Form stets noch Fazettenaugen besitzen, lassen die erwachsenen Ungeflügelten aller 3 Gruppen eine auf den völligen Verlust der Fazettenaugen hinlaufende Parallelentwicklung erkennen. *Traminae*: Die plesiomorphe Untergattung *Protrama* s. str. besitzt gut entwickelte, die apomorphe Untergattung *Neotrama* und die Gattung *Trama* dagegen wenig deutlich oder nur noch sehr schwach ausgebildete Fazettenaugen. *Anoeciinae*: Die wirtswechselnde Gattung *Anoecia* hat deutlich ausgeprägte, die vollständig subterranean lebenden Gattungen *Paranoecia* und *Neanoecia* haben schwächer ausgebildete oder gar keine Fazettenaugen. *Pemphigidae*: Hier ist ein fast völliger Verlust der Fazettenaugen eingetreten. Diese erscheinen nur noch bei aberranten Formen (*Tetraneura ulmi*, *Pemphigus bursarius* usw.) oder bei Varianten (Sommerform von *Paracletus* usw.).

2. Siphonen

Die typische Ausbildung des „Sipho“ findet sich bei den drei Wurzellausgruppen nirgends. Statt dessen sind gelegentlich flache Höcker oder einfache Poren entwickelt. *Traminae*: Die plesiomorphe *Protrama* hat deutlich ausgebildete Siphonen. Bei der apomorphen *Neotrama* ist der Sipho undeutlich, gelegentlich fällt er aus. *Trama* besitzt keinen Sipho. *Anoeciinae*: Der Sipho fehlt den Erstlarven und den ad. Männchen, sonst ist er überall als flacher Höcker ausgebildet. *Pemphigidae*: Der Sipho fehlt stets bei der Erstlarve. *Tetraneurini*: *Tetraneura* hat noch deutlich entwickelte Siphonen, bei *Colopha* fehlen diese zwar dem aus Mitteleuropa

untersuchten Material, sind aber den aus Schweden beschriebenen, wesentlich weniger abgewandelten Populationen noch erhalten geblieben (Teil II, S. 534). *Pemphigini*: Siphonen (= einfache Poren) sind bei den Geflügelten von *Thecabius* und gelegentlich noch bei den Geflügelten von *Pemphigus bursarius* vorhanden. Bei den *Fordinae* fehlen die Siphonen.

3. Abdominalpanzerung der Exules

Traminae: Die plesiomorphe Untergattung *Protrama* s. str. weist eine deutliche segmentale Sklerotisierung auf, bei den apomorphen Gruppen *Neotrama* und *Trama* ist diese weitgehend zurückgebildet oder fehlt vollständig. *Anoeciinae*: Die Gattung *Anoecia* besitzt eine deutliche Panzerung. Bei *Neanoecia* kann diese ausfallen, bei *Paranoecia* fehlt sie vollständig. Den ungeflügelten *Pemphigiden* ist die Panzerung verlorengegangen, bei den Geflügelten ist sie in Gestalt segmentaler Chitinspangen, die mehr oder weniger rückgebildet sein können, erhalten geblieben.

4. Ausbildung der Antennen

Als ursprünglich muß die 6gliedrige Antenne angenommen werden (MORDVILKO 1934 usw.). *Traminae*: Die Antennen sind bei geflügelten und flügellosen Tieren noch 6gliedrig. Die ungeflügelten Formen von *Protrama* besitzen sekundäre Rhinarien, bei den übrigen, stärker rückgebildeten Gattungen fehlen diese in der Regel. *Anoeciinae*: Antennen bei den virginogenen Geflügelten und Ungeflügelten 6gliedrig, bei den Geschlechtstieren und Fundatrices oft 5gliedrig. *Anoecia* und *Paranoecia* haben meist auch als ungeflügelte Exules Nebenrhinarien, bei *Neanoecia* fehlen diese den flügellosen Tieren weitgehend. *Pemphigidae*: Normal entwickelte Ungeflügelte haben keine sekundären Rhinarien. *Tetraneurini*: Antennen der Geflügelten 6gliedrig, bei den flügellosen Formen finden sich alle Übergänge von der 6gliedrigen zur 4gliedrigen Antenne (Teil II, S. 530). *Pemphigini*: Antennen der Geflügelten noch 6gliedrig. *Thecabius* (= plesiomorphe Form) besitzt als Fundatrix und virginogene Erstlarve eine 5gliedrige, als ad. Exul noch eine 6gliedrige Antenne. Bei der apomorphen Art *Pemphigus bursarius* haben Fundatrix und virginogene Erstlarven 4gliedrige, die ad. ungeflügelten Exules 5- und seltener noch 6gliedrige Antennen. *Fordinae*: Hier sind die Antennen der Geflügelten 6gliedrig oder (*Forda*) 5gliedrig. Die Antennen der Junglarven besitzen 5 oder (*Smynthuroides*) nur 4 Glieder. Die ad. ungeflügelten Exules haben bei *Paracletus* noch 6-, sonst meist 5-, bei *Geoica* gelegentlich auch 4gliedrige Antennen.

5. Tarsengliederzahl

In der Regel sind die Tarsen 2gliedrig. Bei den *Tetraneurini* finden sich alle Übergangsstufen zwischen 2- und eingliedrigen Tarsen (Teil II, S. 531).

Diesen morphologischen Rückbildungstendenzen entsprechen folgende biologischen Abbau-, Einengungs- und Abhängigkeitserscheinungen:

6. Abbau des Holozyklus

Dieser Vorgang läßt sich auch bei oberirdisch lebenden Blattläusen, z. B. bei *Myzodes persicae*, einigen *Adelgiden* usw. verfolgen. Ganz besonders deutlich und mannigfach ist er aber bei den Wurzelläusen ausgeprägt. *Traminae*: Der ehemalige Hauptwirt ist nicht bekannt. Geflügelte Sexupare treten nicht mehr auf. Die Arten leben, vielleicht mit einigen Ausnahmen¹¹, anholozyklisch. *Anoeciinae*: In der Gattung *Anoecia* findet man Übergänge von obligatorischer Holozyklie (*Anoecia corni*, *A. vagans*) zu weitgehender oder vollständiger Anholozyklie (*Anoecia nemoralis*). *Paranoecia* wird als am ehemaligen Nebenwirt holozyklisch gewordene Art aufgefaßt, das Winterei wird hier noch vom begatteten Weibchen abgelegt. *Neanoecia* ist ebenfalls mit allen Generationen auf den ehemaligen Nebenwirt übergegangen, hier wurden aber keine Männchen mehr beobachtet, die Wintereier entstehen – zumindest im Beobachtungsgebiet – offenbar parthenogenetisch. *Pemphigidae*: Alle beobachteten Arten der *Tetraneurini* und *Pemphigini* vermögen potentiell parazyklisch zu überwintern. In einigen Fällen ist eine fortgeschrittene Rückbildung des Holozyklus festzustellen. (Bei *Pemphigus bursarius* wanderten jährlich ca. 50%, bei *Tetraneura ulmi* über 80% der virginogenen Populationen nicht mehr zum Hauptwirt zurück.) Bei einigen *Pemphigus bursarius*-ähnlichen Formen, bei *Parathecabius stammeri* usw. besteht vielleicht schon völlige Anholozyklie. *Fordinae*: Bei allen mitteleuropäischen Arten liegt eine durch den Ausfall des Hauptwirts erzwungene Anholozyklie vor. *Forda formicaria* und *Baizongia pistaciae* bilden im Beobachtungsgebiet noch vereinzelt sexupare Geflügelte aus.

7. Rückbildung virginoparer Geflügelter

Ein Abbau der virginoparen Geflügelten läßt sich bei allen drei Gruppen verfolgen, er steht mit dem Ausbildungsgrad der Anholozyklie in einem gewissen Zusammenhang. Dort, wo die morphologischen Rückbildungserscheinungen am stärksten auftreten (*Trama*-Arten, *Pemphigus bursarius* usw.) oder wo die unterirdische Lebensweise besonders ausgeprägt ist (*Paranoecia*, *Neanoecia*), sind die virginoparen Geflügelten völlig verlorengegangen.

8. Ernährungsmäßige und ökologische Spezialisierung

Die Hauptwirtsgenerationen der behandelten Triben und Unterfamilien besiedeln in der Regel nur noch eine Wirtsart oder Gattung. Die fundatrigenen Generationen der verhältnismäßig wenig abgewandelten Gattung *Anoecia* leben frei auf der Blattfläche, die Hauptwirtsgenerationen der stärker apomorphen Pemphigiden erzeugen mannigfache, oft sehr verwickelt gebaute Gallbildungen, die als Folge einer langen stammesgeschichtlichen Bindung an die betreffende Wirtsgruppe gedeutet werden. Bei den virginogenen Generationen der einzelnen Arten liegen teilweise Verhältnisse vor, die auf eine allmähliche Einengung des Wirtskreises hindeuten (S. 38).

¹¹ Bei einer Population, die der *Protrama ranunculi* DEL GUERCIO sehr nahe steht (Fundort: Kaiserstuhl), wurde die Ausbildung von Wintereiern beobachtet.

Als weitere Spezialisierung und gleichzeitig als ökologische Einschränkung muß die virginogene Besiedlung unterirdischer oder bodennaher Pflanzenteile (Stenomerie) angesehen werden.

9. Bindung der Wurzelläuse an ihre Trophobiosepartner

Schließlich ist hier die mehr oder weniger starke Bindung der Wurzelläuse an ihre Trophobiosepartner zu erwähnen. Lediglich einige der untersuchten *Tetraneurini* und die *Pemphigini* zeigen keine Beziehungen zu Ameisen. Die Vertreter der *Traminae*, *Anoeciinae* und der meisten *Fordinae* sind in wechselndem Maß formicophil. Bei dem als Sozialparasit bei *Tetramorium caespitum* lebenden *Paraclitus cimiciformis* hat die Abhängigkeit vom Trophobiosepartner den höchsten Grad erreicht. Bei den *Anoeciinen* und *Fordinen* wird ein Zusammenhang zwischen dem Grad der Formicophilie und der Anholozyklie (S. 24) deutlich.

Die angeführten Rückbildungs- und Einschränkungserscheinungen dürfen als Zeichen einer bei den drei – systematisch getrennten – Aphidengroßgruppen konvergent verlaufenen Stammesentwicklung angesehen werden. Das Ergebnis dieser Entwicklung ist die biologische Gruppe der Wurzelläuse.

Die dieser Gruppe eigentümlichen morphologischen und biologischen Züge deuten auf einen weitgehenden Abschluß der Stammesentwicklung hin. Vielleicht darf hiermit der Umstand, daß die virginogene Formentrennung der *Fordinen* nicht bis zur Artneubildung geführt hat, in Zusammenhang gebracht werden. MORDVILKO, der in einer Reihe von Arbeiten die Phylogenie der Aphiden behandelt hat (1928b, 1934, 1935), weist auf den bei den Wurzelaphiden zu vermutenden stammesgeschichtlichen Entwicklungsabschluß vor allem im Hinblick auf die Differenzierungen und Rückbildungen der Generationsfolge hin. Er sieht (1928b) im Ausfall des Hauptwirts (*Fordinae*) und in den die Wurzelläuse (*Anoeciinen* usw.) betreuenden Ameisenarten die für den Abbau des Holozyklus verantwortlichen phylogenetischen Faktoren.

Zwar legt eine vergleichende Betrachtung den Gedanken nahe, daß in der Stammesgeschichte der Wurzelaphiden neben dem Einfluß des Wirts das Trophobioseverhältnis bedeutungsvoll war. Aber die Art und das Ausmaß des ursächlichen Zusammenhangs kann nicht befriedigend beurteilt werden. Zunächst muß, genau wie für das Verhältnis zwischen Wirtspflanze und Aphidenart (BOERNER 1939, ZWEIFELT 1918, 1929) eine wechselseitige stammesgeschichtliche Beeinflussung der beiden Trophobiosepartner angenommen werden.

Das Trophobioseorgan der formicophilen Aphiden stellt zweifellos eine sinnvolle Anpassung an den Ameisenbesuch dar. Man könnte die Ursache für das Zustandekommen dieses Organs allein in einer selektiven Auswirkung des Ameisenbesuches sehen. Eine solche Deutung erscheint aber bei den untersuchten Formen aus zwei Gründen wenig wahrscheinlich: Einmal konnte bei den behandelten Arten keine Beziehung zwischen dem Ausbildungsgrad des perianalen Haarkranzes und dem Grad der Formicophilie gefunden werden. Andererseits zeigen viele Aphidengruppen – gleichgültig ob formicophil oder formicoxen – die Tendenz, bestimmte morphologische Strukturen des Abdomens im Bereich der Caudalregion besonders deutlich

auszuprägen. In der Ausbildung der Drüsengruppen (*Pemphigini*, *Tetraneurini*) und im Sklerotisationsgrad der Cuticula (*Fordini*) kommt dieses vom Abdomenende zur Abdomenmitte hin gerichtete morphologische Differenzierungsgefälle gut zum Ausdruck. Es kann neben anderem auch die Länge der Abdominalborsten (vgl. *Tetraneura*) beeinflussen. Die Verteilung der Spatelborsten bei den Anoeciinen deutet darauf hin, daß die Gestalt der Borsten am Abdominalende ebenfalls eine stärkere Differenzierung erfahren kann. Es darf daher angenommen werden, daß im allgemeinen „Differenzierungsplan“ des Aphidenabdomens von vornherein morphologische Potenzen vorliegen, die die strukturelle Voraussetzung (Praeadaptation) für eine spätere Ausbildung eines Trophobioseorgans gebildet haben. Untersuchungen hierüber sind im Gange, ihre Ergebnisse sollen an anderer Stelle mitgeteilt werden.

Auch der von MORDVILKO geltend gemachte Einfluß der Ameisen auf den Abbau des Holozyklus sollte nicht überschätzt werden. Wie zahlreiche Wurzelaphidenarten zeigen, ist anholozyklische Überwinterung ohne Betreuung durch Ameisen ebenfalls möglich. Daß die Formicophilie selbst für andauernd parazyklische Lebensweise keine unbedingte Voraussetzung ist, läßt die formicoxene Fordine *Baizongia* erkennen.

Schließlich sei noch auf die spontane anholozyklische Überwinterung bei Arten (*Anoecia*, *Tetraneura*, *Colopha*, *Thecabius*, *Pemphigus* usw.), denen die entsprechenden Winterwirte durchaus zur Verfügung stehen, hingewiesen. Die Tatsache, daß der Grad der Anholozyklie bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich ist, zeigt, daß der Abbau des Holozyklus keine rein zufällige Erscheinung ist, sondern – ebenso wie die morphologische Ausprägung – ein Merkmal der betreffenden Gruppen und Arten darstellt. Diese bei Aphiden weit verbreitete (S. 23) und im einzelnen oft spezifisch ausgebildete Tendenz zur Unterdrückung des vollen Zyklus stellt eine von vornherein gegebene biologische Voraussetzung (Praeadaptation) für die durch Wegfall der Hauptwirte bei den mitteleuropäischen Fordinen erzwungene obligatorische Anholozyklie dar.

Die angeführten Umstände – es könnten in diesem Zusammenhang noch weitere morphologische Züge (Tarsengliedreduktion bei den Tetraneurini etc.) erwähnt werden – lassen eine rein selektionistische Interpretation der Aphidenevolution solange fragwürdig erscheinen, als nur mit der Theorie übereinstimmende Tatsachen und nicht auch die abweichenden biologischen und morphologischen Einzelheiten berücksichtigt werden. Es wird zunächst eine Aufgabe des Systematikers sein, das von ihm in sorgfältiger Feinarbeit gewonnene Beobachtungsmaterial in einer Form bereitzustellen, die die empirische Grundlage für eine sachliche Erörterung des Evolutionsgeschehens bei den betreffenden Gruppen bietet (vgl. STAMMER, 1957). Eine solche Erörterung ließ sich im Rahmen der vorliegenden, nur die Verhältnisse enger Gruppen behandelnden Arbeit naturgemäß nicht durchführen. Ein verallgemeinernder Erklärungsversuch für die geschilderten stammesgeschichtlichen Züge kann deshalb nicht erfolgen. Nur für Einzelercheinungen der stammesgeschichtlichen Entwicklung konnten bestimmte Faktoren wahrscheinlich gemacht werden. Die den Gesamtablauf bestimmenden Ursachen bleiben im Dunkeln.

Zusammenfassung

1. Es wurde die Morphologie, Biologie und Ökologie der *Anoeiinae*, *Tetraneurini*, *Fordinae* und einiger *Pemphigini* untersucht. Die Arbeit befaßt sich vorwiegend mit den unterirdisch lebenden Generationen dieser Aphiden.
2. Die mitteleuropäischen Vertreter der behandelten Gruppen werden 28 Arten zugeordnet, die – mit einer Ausnahme – sämtlich im mittelfränkischen Untersuchungsgebiet aufgefunden werden konnten. Neu beschrieben wird *Parathecabius stammeri* n. sp., erstmals für Mitteleuropa erwähnt werden *Paranoecia pskovica* Mordv., *Forda skorkini* Mordv. und *Aploneura lentisci* Pass.
3. Zur Abklärung systematischer Fragen erwies sich die Berücksichtigung der morphologischen Verhältnisse während des Generationsablaufs und der jahreszeitlich bestimmten Variabilität einzelner Stadien als wichtig. Die Generationsfolgen der Gattungen *Anoecia*, *Tetraneura*, *Thecabius* und *Pemphigus* lassen jeweils abgestufte morphologische Differenzierungen erkennen. Dies wird am Beispiel der Generationen von *Pemphigus bursarius* ausgeführt. Morphologische Abweichungen einzelner Stadien erfolgen gelegentlich durch verfrühten Erwerb oder durch Ausfall eines anderen Generationen derselben Art zukommenden Merkmals.
Die virginogenen Formen der weitgehend oder völlig anholozyklischen Populationen von *Anoecia nemoralis*, *Geocica utricularia*, *G. setulosa*, *Paracletus cimiciformis*, *Forda formicaria* und *Forda marginata* zeigen einen mehr oder weniger stark ausgeprägten Saisonpolymorphismus.
4. Der systematische Teil der Arbeit bringt Übersichten über die Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Gruppen, Bestimmungsschlüssel und Beschreibungen der Morphologie, Biologie und Ökologie einzelner Arten.
Gegenüber dem Katalogwerk BOERNERS (1952) werden folgende systematisch-taxonomischen Änderungen durchgeführt:
 1. Für *Anoecia pskovica* Mordv. wird die neue Gattung *Paranoecia* aufgestellt.
 2. *Anoecia agrostidis* Boerner wird synonym mit *A. corni* Koch.
 3. Der Name *Byrsocryptini* Boerner wird in *Tetraneurini* (Boerner) umgeändert.
 4. Der Gattungsname *Byrsocrypta* Haliday 1838 wird mit HILLE RIS LAMBERS als synonym mit *Pemphigus* Hartig 1837 angesehen, daher tritt für *Byrsocrypta* sens. Boerner wieder *Tetraneura* Hartig ein.
 5. *Endeis* (= *Tetraneura*) *rosea* Koch wird synonym mit *Tetraneura ulmi* L.
 6. *Tetraneura personata* Boerner wird zu *T. ulmi*, foma *personata*.
 7. Für *Tetraneura rosea* Theobald 1929 (nec Koch) wird als neuer Name vorgeschlagen: *T. theobaldi*.
 8. Als neue Art beschrieben wird *Parathecabius stammeri*.
 9. *Pemphigus pyriiformis* Lichtenstein wird synonym mit *P. bursarius* L.
 10. *Geocica squamosa* Theobald und *G. discreta* Boerner werden synonym mit *G. utricularia* sensu Mordvilko.
 11. *Geocica herculanea* Mordvilko wird synonym mit *G. setulosa* Passerini.
 12. *Forda semilunaria* Passerini und *F. meridionalis* Mordvilko fallen in Synonymie mit *F. formicaria* v. Heyden.
 13. Die beiden Unterarten *Forda formicaria* subsp. *intermixta* Boerner und subsp. *subnuda* Boerner werden eingezogen.
 14. *Forda follicularia* Passerini, *F. hexagona* Theobald, *F. proximalis* Mordvilko und *F. pskovensis* Mordvilko werden synonym mit *F. marginata* Koch.
5. Wirtskreis und Wirtsbindung der untersuchten Arten werden erörtert. Die Nebenwirtsliste der untersuchten Gruppen konnte gegenüber BOERNERS Katalog (1952) um 146 neue Wirtsnachweise bereichert werden.
6. Der Verbreitungsschwerpunkt der 28 behandelten Arten liegt im Tiefland (250–400 m Meereshöhe). Im Alpenvorland (500–600 m) wurden noch 14, im alpinen Bereich nur noch 3 Arten festgestellt.
7. Es wird eine Übersicht über die besiedelten Biotope gegeben. Thermophil und xerophil sind *Aploneura lentisci*, *Forda skorkini*, *Paracletus cimiciformis* und *Baizongia pistaciae*. Hygrophil sind *Paranoecia pskovica* und *Colopha compressa*. Hygrophil und ombrophil ist *Tetraneura longisetosa*. Die Unterfamilie der *Fordinae* bevorzugt trockene, steppenähnliche Grasfluren.
8. Sämtliche untersuchten Böden können von Wurzelaphiden besiedelt werden. Als Bewohner feuchter, grundwassernaher Böden werden einige formicoxene, wachabscheidende Arten festgestellt. Die große Mehrheit der behandelten Arten – zumeist formicophile Formen – kommt in den typischen Grünlandböden vor. Reich ist auch die Aphidenfauna der trockenwarmen Böden. Die Formicophilie ist hier am stärksten ausgeprägt.

9. Räuber und Parasiten befallen die untersuchten Wurzelaphiden nur in geringem Umfang, sie vermögen den Massenwechsel der einzelnen Arten nicht wesentlich zu beeinflussen. Eine Übersicht über die beobachteten Arten wird gegeben.
10. Bei Berücksichtigung der Trophobiebeziehungen zu Ameisen können die behandelten Aphidenarten in 3 Gruppen gegliedert werden: Die *formicoxenen* Wurzelaphiden werden nicht oder nur ausnahmsweise besucht, sie tragen in der Regel umfangreiche Wachscheidungen, ein Trophobieorgan fehlt hier. Die *formicophilen* Arten stehen mit bestimmten Ameisenarten in einem Trophobieverhältnis, dessen Ausbildungsgrad wechseln kann. Eine vollkommene Abhängigkeit vom Trophobiepartner konnte im Zuchtversuch nicht nachgewiesen werden. Mit der Trophobie verbundene Anpassungs- und Begleiterscheinungen werden erörtert. Bemerkenswert ist der Zusammenhang zwischen dem Ausbildungsgrad der Formicophilie und dem Grad der Anholozyklie. Die *formicophilen* Wurzelläuse werden zur Überwinterung in der Regel von *Lasius*-Arten in ihre Bauten eingetragen. Die *formicobionte* Art *Paracletus cimiformis* ist auf das Zusammenleben mit Ameisen angewiesen. Sie lebt in den Nestern von *Tetramorium caespitum* als Sozialparasit.
11. Es wird ein Überblick über die bei den behandelten Gruppen bekannt gewordenen Schadauftritten gegeben. In Mitteleuropa können *Pemphigus bursarius* als „Salatwurzellaus“ und *Smynthuroides betae* als „Bohnenwurzellaus“ wirtschaftliche Bedeutung erlangen.
12. Die mit dem Reliktcharakter der mitteleuropäischen Fordinen verbundene anhaltende Anholozyklie hat eine Reihe biologischer und ökologischer Veränderungen zur Folge gehabt. Dieser biologischen „virginogenen Formentrennung“ steht keine zur Bildung einheitlicher neuer Gruppen führende morphologische Formentrennung gegenüber.
13. Die weitgehend monophagen Arten *Anoecia maior* und *Forda dactylidis*, vielleicht auch die stenotope Art *Tetraneura longisetosa* können als Ergebnis einer durch „harmonische Beschränkung des Lebensraumes“ (BOERNER) erfolgten Artneubildung angesehen werden.
14. Die biologische Gruppe der Wurzelläuse ist das Ergebnis einer in drei systematisch getrennten Aphidengroßgruppen konvergent verlaufenen Stammesentwicklung. Morphologische Züge dieser Entwicklung sind der Abbau der Fazettenaugen, der Siphonen und der virginogenen Abdominalsklerotisierung, die Rückbildung der Antennen, der sekundären Rhinarien und der Tarsengliedzahl. Als biologische Erscheinungen treten Abbau der Holozyklie und Verringerung und Ausfall der virginoparen Geflügelten auf. In Übereinstimmung mit diesen Rückbildungsvorgängen steht die ernährungsphysiologische und ökologische Einschränkung und die verschiedenweit fortgeschrittene Abhängigkeit vom Trophobiepartner.

Summary

1. The morphology, biology and ecology of the *Anoeciinae*, *Tetraneurini*, *Fordinae* and some *Pemphigini* were studied. This work deals mainly with the subterranean generations of these Aphids.
2. The groups dealt with comprise 28 central European species which, with one exception, could all be found in the part of Franconia where the work was carried out. *Parathecabius stammeri* is described as new and *Paranoecia pskovica* Mordv., *Forda skorkini* Mordv. and *Aploneura lentisci* Pass. are recorded from central Europe for the first time.
3. In the clearing up of systematic problems, a consideration of the morphology during the course of a generation and the seasonally conditioned variation in the individual stages (seasonal polymorphism), proved to be important. The generation sequences in *Anoecia*, *Tetraneura*, *Thecabius* and *Pemphigus* show gradual morphological differences. As an example, these are described for *Pemphigus bursarius*. Morphological differences in individual stages occasionally occur through the premature acquisition of, or the absence of, characters occurring in some other generations of the same species. The virginogeniae of the largely or completely anholocyclic populations of *Anoecia nemoralis* Boerner, *Geocia utricularia* sensu Mordv., *G. setulosa* Pass., *Paracletus cimiformis* Heyd., *Forda formicaria* Heyd. and *F. marginata* Koch exhibit a more or less marked seasonal polymorphism.

4. The systematic part of the work includes notes on the relationships of the groups studied, a key for determination and descriptions of the morphology, biology and ecology of the various species.
The following amendments are made to BOERNER's catalogue (1952):
1. A new genus, *Paranoecia*, is erected for *Anoecia pskovica* Mordv. 2. *Anoecia agrostidis* Boerner is a synonym of *A. corni* Koch. 3. *Byrsocryptini* Boerner is changed to *Tetraneurini* (Boerner). 4. The genus *Byrsocrypta* Haliday 1838 is considered, in agreement with HILLE RIS LAMBERS, to be a synonym of *Pemphigus* Hartig 1837 and *Tetraneura* therefore returns as the name for *Byrsocrypta* sensu Boerner. 5. *Endeis* (= *Tetraneura*) *rosea* Koch is a synonym of *Tetraneura ulmi* L. 6. *Tetraneura personata* Boerner is considered as *T. ulmi*, forma *personata*. 7. *Tetraneura theobaldi* is proposed as a new name for *T. rosea* Theobald 1929 (nec Koch). 8. *Parathecabius stammeri* n. sp. is described. 9. *Pemphigus pyriformis* Lichtenstein is a synonym of *P. bursarius* L. 10. *Geoica squamosa* Theobald and *G. discreta* Boerner are synonyms of *G. utricularia* sensu Mordv. 11. *Geoica herculanea* Mordv. is a synonym of *G. setulosa* Pass. 12. *Forda semilunaria* Pass. and *F. meridionalis* Mordv. are synonyms of *F. formicaria* Heyd. 13. The two subspecies *Forda formicaria intermixta* Boerner and *F. f. subnuda* Boerner are suppressed. 14. *Forda follicularia* Pass., *F. hexagona* Theobald, *F. proximalis* Mordv. and *F. pskovensis* are synonyms of *F. marginata* Koch.
5. The host range of the species studied is discussed. 146 new host records can be added to BOERNER's catalogue (1952).
6. The main area of distribution of the 28 species considered is at 250–400 m above sea level. At 500–600 m only 14, and in alpine areas only 3, species were found.
7. A review is given of the biotopes colonized. *Aploneura lentisci*, *Forda skorkini*, *Paracletus cimiciformis* and *Baizongia pistaciae* are thermophilous and xerophilous. *Paranoecia pskovica* and *Colopha compressa* are hygrophilous. *Tetraneura longisetosa* is hygrophilous and ombrophilous. The species of the subfamily Fordinae prefer dry, steppe-like meadows.
8. All the soil types studied could be colonized by root aphids. Some myrmecoxenous, waxsecreting species were found to be inhabitants of damp soils near to the water table. The great majority of the insects dealt with – mainly myrmecophilous species – occur in typical grassland soils. The aphid fauna of dry, warm soils is also rich and myrmecophily is most marked here.
9. Parasites and predators attack these aphids only to a limited extent and do not appear to have much influence on the density of the various species. A list is given of the species seen.
10. As regards their trophobiotic relationships with ants, the aphids concerned can be separated into three groups: The myrmecoxenous root aphids are not or only rarely visited, they have no trophobiotic organ and usually have a copious wax secretion. The myrmecophilous species exist with certain species of ants in a trophobiotic relationship, the extent of which can vary. A complete dependence on the trophobiotic partner could not be proved by rearing experiments. Adaptations associated with trophobiosis are discussed; the connection between the extent of myrmecophily and the degree of anholocycly is worth noting. The myrmecophilous species are usually carried to their nests by *Lasius* spp. for the winter. The myrmecobiont species *Paracletus cimiciformis* is dependent on living with ants. It lives as a social parasite in the nests of *Tetramorium caespitum*.
11. The damage caused by the groups concerned is discussed. In central Europe, *Pemphigus bursarius* can be of economic importance as the „lettuce root aphid“ and *Smynthurodes betae* as the „bean root aphid“.
12. The continuous anholocycly associated with the relict character of the central European Fordinae has caused a series of biological and ecological changes. This biological „separation of virginogeniae“ (virginogene Formentrennung) is not paralleled by a morphological form separation leading to the formation of uniform new groups (new species).
13. The largely monophagous species *Anoecia maior* and *Forda dactylidis* and probably also the stenotopic species *Tetraneura longisetosa* can be considered as the result of a speciation due to „harmonious host range restriction“ („harmonische Beschränkung des Lebensraumes“, BOERNER).
14. The root aphids are the result of convergent evolution in three systematically separated large groups of aphids. Morphological features of this evolution are the reduction of the faceted eyes, cornicles, and of the abdominal sclerotisation; furthermore the reduction in the structure of the antennae, in the secondary rhinaria, and in the num-

ber of tarsal segments. Biological features are the reduction of holocycle and of virginoparous alatae. The restriction in nutritional physiology and ecology and the variously developed dependence on the trophobiotic partner are in agreement with these signs of reversion.

Literatur

- ACZÉL, M., 1940: Fliegenlarven zwischen den Wurzelläusen (*Pemphigus bursarius* L.) am Salat. – Növényegészségügyi Evkönyv 1. Abstr. in Z. Pfl. Krankh. **52**, S. 428.
- ADLERZ, G., 1913: Myrornas liv. – Stockholm. Zit. nach TULLGREN, 1925.
- ALLEN, H. W., 1954: Propagation of *Horogenes molestae*, an Asiatic parasite of the Oriental fruit moth, on the potato tuber worm. – Jl. ec. Ent. **47**, no 2, S. 278–281.
- BAKER, A. C., 1917: On the Chinese Gall (Aphid.-Homopt.). – Entom. News, Philadelphia, **28**, no 9, S. 385–393.
- BALACHOWSKY, A. & MESNIL, L. P., 1935: Les insectes nuisibles aux plantes cultivées. – Paris, 1137 S.
- BODENHEIMER, F. S. & SWIRSKI, E., 1957: The Aphidoidea of the Middle East. – Jerusalem. Weizmann Science Press of Israel. 378 S.
- BONNEMAISON, L., 1950: Remarques sur les facteurs d'apparition des ailes chez les Aphididae. – Proc. 8th Int. Congr. Ent., Stockholm, S. 199–203.
- 1951: Déterminisme de l'apparition des formes sexuées chez les Aphididae. – Bull. Soc. Hist. Toulouse, **86**, S. 108–112.
- 1952: Remarques sur les migrations chez les Aphidinae. – Trans. 9th Int. Congr. Ent., Amsterdam, S. 490–494.
- BOERNER, C., 1914: Blattlausstudien. – Abh. Nat. Ver. Bremen, **29**, S. 164–184.
- 1916a: Über das Auftreten geflügelter Formen bei Blattläusen. – Mitt. Kais. Biol. Anst., **16**, S. 42–43.
- 1921: Über Fernflüge von Blattläusen nach Beobachtungen auf Memmert und Helgoland. – Z. ang. Ent., **8**, S. 27–35.
- 1939: Anfälligkeit, Resistenz und Immunität der Reben gegen die Reblaus. Allgemeine Gesichtspunkte zur Frage der Spezialisierung von Parasiten; die harmonische Beschränkung des Lebensraums. – Z. hyg. Zool. u. Schädlingsbekämpfung, **31**, S. 274–285, 301–308, 325–334.
- 1942: Über die Anfertigung mikroskopischer Präparate kleiner Insekten. – Veröff. Dtsch. Kolonial- u. Überseemus., **3**, S. 267–272.
- 1950: Neue europäische Blattlausarten. Selbstverlag. Naumburg/S., 19 S.
- 1952: Europae centralis Aphides. Die Blattläuse Mitteleuropas, Namen, Synonyme, Wirtspflanzen, Generationszyklen. – Schriften der Thüring. Landesarbeitsgemeinschaft für Heilpflanzenkunde und Heilpflanzenbeschaffung in Weimar, H. 4 und Mitt. Thür. Bot. Ges., Beiheft 3. 2 Lieferungen. 484 S.
- 1953: Aphidoidea. – In BROHMER, P., Fauna von Deutschland, 7. Aufl. Heidelberg, S. 206–220.
- & HEINZE, K., 1957: Aphidina-Aphidoidea, Blattläuse. – in SORAUER, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 5. Bd., Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen, 2. Teil, 4. Lieferg., Homoptera II. Teil, S. 1–402.
- BUCKTON, G. B., 1883: Monograph of the British Aphides. – London. Ray Soc., Vol. IV, 128 S.
- COOLEY, R. A., 1914: 12th ann. Report of the State Entomologist of Montana. – Montana Agric. Expt. Sta., Bozeman, Bull. no **102**, S. 197–208.
- CUTRIGHT, C. R., 1925: Subterranean Aphids of Ohio. – Ohio Agric. Expt. Sta. Bull. **387**, S. 173–238.
- 1933: Injury to Carrot, *Daucus carota*, by *Trifidaphis phaseoli* P. – Jl. ec. Ent., **26**, no 2, S. 509.
- DAHL, F., 1912: Über die Fauna des Plagefenngebietes. – Beitr. z. Naturdenkmalpflege, **3**, S. 431–435.
- DAVIDSON, W. M., 1916: Economic Syrphidae in California. – Jl. ec. Ent., **9**, S. 454–457.
- 1917: Early Spring Syrphidae in California and a new *Pipiza* (Dip.). – Entom. News, Philadelphia, **28**, no 9, S. 414–419.
- DAVIS, J. J., 1917: The corn root aphid and methods of controlling it. – Farmers Bull. **891**, US. Departm. Agric., 12 S.

- DELUCCI, V., PSCHORN-WALCHER, H. & ZWÖLFER, H., 1957: *Cnemodon*-Arten (Syrph.) als Räuber von *Dreyfusia piceae* Ratz., II. Morphologie und Biologie von *Cnemodon dreyfusiae* Del. & P.-W. nebst Beobachtungen über *C. latitarsis* Egger. — Z. ang. Ent., **41**, no 2/3 S. 246–259.
- DOBZHANSKY, Th., 1951: Genetics and the origin of species. — 3rd edition, New York, Columbia Press, 364 S.
- EASTOP, V. F., 1953: A study of the *Tramini* (Homopt.-Aphididae). — Trans. R. ent. Soc. London, **104**, S. 385–413.
- EICHORN, O., 1958: Morphologische und papierchromatographische Untersuchungen zur Artentrennung in der Gattung *Dreyfusia* C. B. (Adelgidae). — Z. ang. Ent. **42**, S. 278–283.
- EIDMANN, H., 1927: Ameisen und Blattläuse. — Biol. Zentralblatt, **47**, S. 537–556.
- FRIEDERICH, K., 1930: Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. — Teil I. Berlin, 417 S.
- GILLETTE, C. P., 1918: Some grass-root aphids (Hem.-Hom.). — Entom. News, Philadelphia, **29**, no 8, S. 281–284.
- GOETSCH, W., 1940: Vergleichende Biologie der Insektenstaaten. — Leipzig, 440 S.
- GOOT, P. van der, 1915: Beiträge zur Kenntnis der holländischen Blattläuse. — Haarlem und Berlin, 600 S.
- GÖSSWALD, K., 1932: Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes. — Z. wiss. Zool., **142**, S. 1–156.
- GRANDI, G., 1921: Intorno al Ciclo biologico dell' *Aploneura lentisci* Pass. (Hem. Hom.), Nota preventiva. — Rend. R. Accad. Naz. Lincei, Roma, class. sci. fis., mat. e nat., **30**, ser. 5, no 3–4, S. 107–110.
- GREIM, E., 1952: Die Ökologie der Ameisenmilben Frankens. — Dissertation Erlangen.
- HEEGER, 1858: Zit. nach LUNDBECK, W., 1916: Diptera Danica, Genera and Species of flies hitherto found in Denmark. — Copenhagen. Part V. S. 58.
- HEINZE, K., 1951: Die Überträger pflanzlicher Viruskrankheiten. — Mitt. aus der Biol. Zentralanst. f. Land- u. Forstwirtschaft, H. **71**, 126 S.
- HENNIG, W., 1953: Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. — Beitr. z. Entomol., **3**, Sonderheft 1953, S. 1–85.
- HERING, E. M., 1950: Die Oligophagie phytophager Insekten als Hinweis auf eine Verwandtschaft der Rosaceen mit den Amentiferae. — Proc. 8th. Int. Congr. Ent., Stockholm, S. 74–79.
- 1952: Probleme der Xenophobie und Xenophilie bei der Wirtswahl phytophager Insekten. — Trans. 9th. Int. Congr. Ent., Amsterdam, S. 507–513.
- HERZIG, J., 1937: Ameisen und Blattläuse. Ein Beitrag zur Ökologie aphidophiler Ameisen. — Z. ang. Ent., **24**, S. 367–435.
- HILLE RIS LAMBERS, D., 1950 a: Hostplants and Aphid Classification. — Proc. 8th Int. Congr. Ent., Stockholm, S. 141–144.
- 1950 b: An apparently unrecorded mode of reproduction in Aphididae. — Proc. 8th Int. Congr. Ent., Stockholm, S. 235.
- 1950 c: On mounting aphids and other soft-skinned insects. — Ent. Berichten N. 298, **13**, S. 55–58.
- 1952: The aphid fauna of Greenland. — Medd. om Grönland **136**, 33 S.
- JANCKE, O., 1933: Gibt es eine Überwinterungsform der Blutlaus? — Arb. Biol. Reichsanst. **20**, S. 303–330.
- JANETSCHKE, H., 1956: Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere (ein Beitrag zur Geschichte der Nivalfauna). — Österr. Zool. Zeitschrift, Bd. **6**, H. 3/5, S. 421–506.
- JOHNSON, C. G., 1954: Aphid migration in relation to weather. — Biol. Rev. Cambridge. Philos. Soc., **29**, S. 87–118.
- JONES, Th. H. & GILLETTE, C. P., 1918: Life history of *Pemphigus populitransversus*. — Jl. agric. Res. **14**, no 13, S. 577–593.
- KALTENBACH, J. H., 1843: Monographie der Familien der Pflanzenläuse (Phytophthires), 1. Teil. Die Blatt- und Erdläuse. — Aachen, 223 S.
- KENNEDY, J. S., 1950: Host finding and Host alternation in Aphids. — Proc. 8th Int. Congr. Ent., Stockholm, S. 423–426.
- & BOOTH, C. O., 1954: Host alternation in *Aphis fabae* Sc., changes in the aphids. — Ann. appl. Biol., **41** (1), S. 88–106.
- KLOFT, W., 1958: Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengeweben. — Z. ang. Ent. (im Druck).
- KOCH, L. L., 1954–57: Die Pflanzenläuse Aphiden, getreu nach dem Leben abgebildet und beschrieben. — Nürnberg 1857. 3 Lieferungen. 334 S.

- KURIR, A., 1949: *Pipiza festiva* Mg. u. *Heringia virens* F., räuberische Syrphiden auf *Pemphigus spirothecae* Pass. – Wien. ent. Rundsch., Wien **1**, no 3, S. 1–4.
- LANGE, W. H., 1939: Notes on the sugar beet root aphid in California. – Jl. ec. Ent., **32**, no 5, S. 727–728.
- 1944: The effect of the war on truck crop insect control in California. – Jl. ec. Ent., **37**, no 6, S. 734–737.
- MALENOTTI, E., 1924: Infestioni entomatiche a Longio. – Agricoltura Vicentina, no 6, 15 S.
- MARCHAL, P., 1913: Contribution à l'étude de la biologie des *Chermes*. – Ann. Sc. nat. Zool. (9), **18**, S. 153–385.
- 1933: Les aphides de l'orme et leurs migrations. – Ann. Epiphyties **19**, no 4/5, S. 207–329.
- MARTELLI, M., 1950: Contributi alla conoscenza dell'entomofauna del Granoturco (*Zea Mays* L.), II Aphidoidea. – Redia, **35**, S. 257–380.
- MARTINI, Ch., 1957: Auftreten von Weibchen bei der anholozykl. Form von *Rhopalosiphoninus tulipaellus* Theob. – Z. Pfl.-Krankheiten u. Pfl.-Schutz, **64**, Bd., H. 7/10, S. 599–600.
- MATSUMURA, S., 1917: Synopsis of the Pemphigidae of Japan. – Collection of essays for Mr. Yasushi Nawa, Gifu. S. 39–94.
- MAXON, A. C., 1916: Some unpublished notes on *Pemphigus betae* Doane. – Jl. ec. Ent., **9**, no 5, S. 500–504.
- MEIER, W., 1957: Untersuchungen über den Massenwechsel der Erbsenblattlaus und ihre Auswirkungen auf die Bekämpfungsmaßnahmen. – Die Grüne, H. **48**, S. 1349–1352.
- MORDVILKO, A., 1907: Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt. – Biol. Centralbl. **27**, S. 212–224.
- 1921: Les pucerons des graminées (Aphidoidea). – Mitt. Petrograd. Stat. Pflanzensch., **3**, 72 S. (russisch).
- 1923: The wooly apple aphid (*Eriosoma lanigerum* H.) and other Eriosomea. – Proc. Russ. Acad. Sci. S. 40–42.
- 1924 a: On the theory of plantlice migrations. – C. R. Acad. Sc. Russie 1924 (A), S. 141–144.
- 1924 b: Cases of heteroecy in the plantlice resulted of the primary polyphagy. – C. R. Acad. Sc. Russie. 1924 (A) S. 161–162.
- 1927 a: L'anholocycle chez les Pemphigiens des Pistachiens. – C. R. Acad. Sc. Russie, 1927. S. 295–297.
- 1927 b: Les Pemphigiens des Pistachiens et leurs formes anolocycliques. – Mem. Soc. Zool. France, **28**, S. 61–75.
- 1928 a: Nouvelle contribution à l'étude de l'anholocycle chez les aphides. *Forda formicaria* Heyden et sa forme anholocyclique. – C. R. Acad. Sci., Paris, 1928, S. 1070–1072.
- 1928 b: The evolution of cycles and the origin of heteroecy (migrations) in plantlice. – Ann. Mag. Nat. Hist., **11**, S. 570–582.
- 1928 c: *Geioica* Hartig and its anholocyclic forms. – C. R. Acad. Sc. URSS. (A), S. 525 bis 528.
- 1929 a: Die anholozyklischen Pistacien-Blattläuse und die Verbreitung der Pistacien in der Tertiärzeit. – C. R. Acad. URSS, (A), S. 61–66.
- 1929 b: Anolocyclic elm aphids *Eriosomea* and the distribution of elms during the tertiary and glacial periods. – C. R. Acad. URSS (A), S. 197–202.
- 1929 c: The root aphid *Trifidaphis phaseoli* Pass. of Cotton, Potato and other cultivated crops (russisch). – Ann. Inst. Exptl. Agron. **7**, no 3/4, S. 339–345.
- 1934: On the evolution of aphids. – Archiv f. Naturgesch. (N. F.) **3**, S. 1–60.
- 1935: Die Blattläuse mit unvollständigem Generationszyklus und ihre Entstehung. – Ergeb. u. Fortschr. Zool., **8**, S. 36–328.
- MÜHLE, E., 1953: Die Krankheiten und Schädlinge der zur Samengewinnung angebauten Futtergräser. – Leipzig. 167 S.
- MÜLLER, F. P., 1954: Holozyklied und Anholozyklied bei der grünen Pfirsichblattlaus, *Myzodes persicae* Sulz. – Z. ang. Ent., **36**, (4), S. 370–380.
- MÜLLER, H. J. & UNGER, K., 1951: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber *Doralis fabae* Sc. I. Der Verlauf des Massenwechsels von *Doralis fabae* Sc. in Abhängigkeit vom Witterungsverlauf 1949 in Quedlinburg. – Der Züchter, **21**, H. 1–3, S. 1–44.
- MÜLLER, H. J., 1957: Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung bei Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis* (Hom. Auchenorrhyncha). – Zool. Jb. Syst., **85**, H. 4/5, S. 317–430.
- MÜLLER, H., 1956: Der Massenwechsel einiger Honigtau liefernder Baumläuse im Jahre 1954. – Insectes sociaux **3**, S. 75–91.

- NEUHAUS, W., 1952: Der Einfluß des Zwischenwirts auf die Gestalt der Cerkarien von *Trichobilharzia szidati* und ihre systematische Kennzeichnung. – Zool. Anz., **148**, S. 275 bis 285.
- NIXON, B. A., 1952: The association of ants with aphids and coccids. – Commonwealth Institute of Entomology, London. 36 S.
- OBERDORFER, E., 1949: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete. – Stuttgart. 411 S.
- OSCHE, G., 1952: Systematik und Phylogenie der Gattung *Rhabditis* (Nematoda). – Zool. Jahrb. (System.), **81**, S. 190–280.
- PARKER, J. R., 1915: Influence of soil moisture upon the rate of increase in Sugar-Beet Root-Louse colonies. – Jl. Agric. Res., Washington, **4**, no 3, S. 241–250.
- 1918: The life history and habits of *Cloropisca glabra* Mg., a predaceous Oscinid (Chloropid). – Jl. ec. Ent., N. H. **9**, no 4, S. 368–380.
- PEUS, F., 1928: Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore. – Z. Morph. Ök. Tiere., **12**, S. 533–683.
- QUEDNAU, W., 1954: Monographie der mitteleuropäischen *Callaphididae* (Zierläuse) unter besonderer Berücksichtigung des ersten Larvestadiums. I. Die Junglarven des ersten Stadiums der mitteleuropäischen *Callaphididae*. – Mitt. Biol. Zentralanst. f. Land- u. Forstwirtschaft. H. **78**, 61 S.
- REMANE, A., 1956: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. – Leipzig, 364 S.
- RENSCH, B., 1954: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. 2. Aufl. Stuttgart. 436 S.
- ROBERTI, D., 1938: Contributi alle conoscenze degli Afidi d'Italia. I. I Pemphigini del Pioppo. – Boll. Lab. Zool. gen. e agr., Portici, **30**, S. 169–238.
- 1939: I Fordini. – Boll. Lab. Ent. Agr., Portici, **3**, S. 34–104.
- SCHILD, F. A., 1947: Methoden der Biostatistik. – Biol. Zentralbl., **66**, S. 186–197.
- SCHMUTTERER, H., 1952: Die Ökologie der Cocciden (Homopt., *Coccidoidea*) Frankens. – Z. ang. Ent., **33**, S. 369–420, 543–584, **34**, S. 65–100.
- SCHMIDT, H., 1952 a: Zur Kenntnis der Wurzellaus *Paracletus cimiciformis* Heyd., ein parasitär angepaßter Ameisengast. – Z. Parasitenkunde, **15**, S. 283–289.
- 1952 b: Untersuchungen zur Trophobie der Ameisen, 1. Mitt.: Morphologie und Ökologie des perianalen Haarkranzes der Aphiden. – Z. Morph. Ökol. Tiere., **41**, S. 223–246.
- SCHNEIDER-ORELLI, O., 1916: Untersuchungen über die Blutlaus (*Schizoneura lanigera* H.). – Mitt. schweiz. ent. Ges., **12**, S. 336–338.
- SCHOOTEN, H., 1902 a: Les aphides radicales de Belgique et leurs fourmis. – Ann. Soc. Ent. Belg., **46**, S. 136–142.
- 1902 b: Aphidologische Notizen. – Zool. Anz., **25**, S. 654–657.
- SCHUMACHER, F., 1919: *Leucopis nigricornis* Egg., eine in Schild- und Blattläusen parasitierende Fliege. – Z. wissenschaftl. Insektenbiol., **14**, no 11/12, S. 304–306.
- 1921: Aphidologische Notizen. – Zool. Anz., **53**, S. 281–284.
- 1923: *Paracletus cimiciformis* Heyd., die *Tetramorium*-Wurzellaus. – Dtsch. Ent. Z., **4**, S. 401–410.
- SCHÜTZE, K. T., 1936: Blattlausfeinde. – Isis Budissina, **13**, S. 138–141, Bautzen.
- SEDLAG, U., 1953: Wurzelläuse an Futter- und Zuckerrüben. – Anz. Schädlingsk., **26**, (4), S. 51–52.
- SHULL, F., 1932: Clonal differences and clonal changes in the aphid *Macrosiphum solani-folii*. – The American Naturalist, **66**, S. 385–419.
- STAMMER, H. J., 1957: Die Bedeutung der Larvalsystematik für die Entomologie. – Ber. 8. Wanderversammlung deutscher Entomologen, München, S. 151–153.
- THEOBALD, F. V., 1913: First list of aphids found with *Myrmica*. – Ent. Rec., **25**, S. 48–55.
- 1915: New myrmecophilous aphids. – Ent. Rec., **27**, S. 52–55.
- 1916: Notes on Aphididae found in ant's nests. – Entom., **49**, S. 49–52.
- 1925: Aphides attacking vegetables and market-garden crops. – Jl. R. Hortic. Soc., **1**, pt. 1, S. 28–45.
- 1926–29: The plantlice or Aphididae of Great Britain. – London, Part III: 1929, 164 S.
- TISCHLER, W., 1949: Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. – Braunschweig. 220 S.
- TULLGREN, A., 1909: Aphidologische Studien I. – Arkiv. Zool., **5**, 190 S.
- 1925: Aphidologische Studien II. – Centralanst. Försökvas. pa Jordbruksom. ent. Avd., **44**, 70 S.
- WAGNER, W., 1955: Die Bewertung morphologischer Merkmale in den unteren taxonomischen Kategorien, aufgezeigt an Beispielen aus der Taxonomie der Zikaden. – Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., **53**, S. 75–108.

- WALDHAUER, W., 1953: Über Rassendifferenzierung im Formenkreis der grünen Pfirsichblattlaus (*Myzodes persicae* S.). – Nachrichtenbl. dtsh. Pfl.-Schutzdienst, **32**, S. 95–99.
- WEBSTER, F. M., 1907: The corn-leaf aphid and corn-root aphid. – US-Department of Agricult., Bureau of Ent., Circular **86**, 13 S.
- WELLENSTEIN, G., 1930: Beiträge zur Systematik und Biologie der Rindenläuse (*Lachninae*). – Z. Morph. Ökol. Tiere, **17**, no 4, S. 737–767.
- 1952: Zur Ernährungsbiologie der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). – Z. Pfl.-Krankheiten u. Pfl.-Schutz, **59**, H. 11/12, S. 430–450.
- WICHMANN, H. E., 1955: Das Schutzverhalten von Insekten gegenüber Ameisen. – Z. ang. Ent., **37**, (4), S. 507–510.
- YAKHONTOV, V. V., 1938: Note sur *Alophila combustella* H. – S. (Lep.) se nourrissant des pucerons sur le pistachier (russisch). – Bull. Soc. Nat. Moscow, Sect. Biol., **47**, no 4, S. 279–284.
- ZWEIGELT, F., 1918: Biologische Studien an Blattläusen und ihren Wirtspflanzen. – Verh. zool. bot. Ges. Wien, **68**, S. 124–142.
- 1929: Gallenbildung und Spezialisierung. – Verh. dtsh. Ges. ang. Ent., 7, München, S. 62–76.

Nachtrag

Eine eingehende Untersuchung der im Iran auf *Pistacia* lebenden Fordinen erfolgte neuerdings durch DAVATCHI, A. G., 1958: Étude biologique de la faune entomologique des *Pistacia* sauvages et cultivés. – Rev. path. veg. ent. agr. France, **37**, S. 85–146. In der vorliegenden Veröffentlichung war eine Berücksichtigung dieser Arbeit, die ausführliche Angaben über die Hauptwirtsgenerationen der Fordinen bringt, nicht mehr möglich.

Lebenslauf

Am 2. Februar 1929 wurde ich, Helmut Zwölfer, als Sohn des Dr. Wilhelm Zwölfer und seiner Ehefrau Dr. Johanna Zwölfer, geb. Hrabowski, in Adana (Türkei) geboren. 1930 übersiedelten meine Eltern nach München und später nach Freiburg/Brg., wo ich die Volksschule und dann das humanistische Gymnasium besuchte. Nach kriegsbedingter Unterbrechung des Unterrichts in den Jahren 1944/45 (Wehrdienst und Kriegsgefangenschaft) konnte ich 1946 den Schulbesuch wieder aufnehmen und 1948 mit der Reifeprüfung abschließen.

Im Herbst 1948 begann mein Studium an der Universität in Freiburg/Brg. (2 Semester Botanik (Prof. Oehlkers), Geologie (Prof. Pfannenstiel), Mineralogie (Prof. Schneiderhöhn). Es folgten 4 Semester an der Universität in München (Physik (Prof. Gerlach), Chemie (Prof. Wiberg), Botanik (Prof. Renner, Prof. Mägdefrau), Zoologie (Prof. von Frisch, Prof. Beutler, Prof. Zwölfer), Geologie (Prof. Maurer), Paleontologie (Prof. Dehm)). Die restliche Studienzeit wurde an der Universität Erlangen verbracht (Zoologie (Prof. Stammer, Prof. Neuhaus), Botanik (Prof. Schwenmle, Prof. Gaukler), Geographie (Prof. Berninger, Prof. Blüthgen), Geologie (Prof. von Freyberg), Paleontologie (Prof. Heller)). Allen meinen akademischen Lehrern möchte ich an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

Die 1952 am Zoologischen Institut der Universität unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. Stammer begonnene Dissertationsarbeit wurde 1956 zum Abschluß gebracht. Nachdem bereits 1954 und 1955 durch mehrmonatliche Aufenthalte am European Laboratory des Commonwealth Institute of Biological Control die Möglichkeit zur Einarbeitung in das Gebiet der angewandten Entomologie gegeben war, bin ich seit 1956 planmäßiger Mitarbeiter des Instituts.

